

SÉRIE A 390.

N° D'ORDRE

1321

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

LÉON PAUCHET

DIPLOMÉ D'ÉTUDES SUPÉRIEURES

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES SUR LES CUPULIFÈRES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 8 Janvier 1909 devant la Commission d'Examen.

MM. G. BONNIER *Président.*

DASTRE } *Examineurs.*

HAUG }

PARIS

ÉMILE LAROSE, LIBRAIRE-ÉDITEUR

11, Rue Victor-Cousin, 11

1909



Digitized by the Internet Archive
in 2026

SÉRIE A 590.

N° D'ORDRE

1321

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

LÉON PAUCHET

DIPLOMÉ D'ÉTUDES SUPÉRIEURES

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES SUR LES CUPULIFÈRES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 8 Janvier 1909 devant la Commission d'Examen.



MM. G. BONNIER	<i>Président.</i>
DASTRE	} <i>Examineurs.</i>
HAUG	

PARIS

ÉMILE LAROSE, LIBRAIRE-ÉDITEUR

11, Rue Victor-Cousin, 11

1909

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM

Doyen..... P. APPELL, *Profess.* Mécanique rationnelle.

Doyen honoraire G. DARBOUX, — Géométrie supérieure

Profess honoraire.. { L. TROOST.
Ch WOLF
J. RIBAN.

Professeurs { LIPPMANN Physique
BOUTY..... Physique.
BOUSSINESQ Phys.mathém. et calcul des probabilités
PICARD Analyse supér. et algèbre supérieure.
H. POINCARÉ..... Astronomie mathém. et mécan. céleste.
Y. DELAGE Zoologie, anatomie, physiologie compar.
G. BONNIER Botanique.
DASTRE Physiologie
KOENIGS..... Mécanique physique et expérimentale
VELAIN..... Géographie physique.
GOÛRSAT..... Calcul différentiel et calcul intégral.
CHATIN..... Histologie.
PELLAT Physique.
HALLER..... Chimie organique.
JOANNIS..... Chimie (Enseignement P. C. N.).
JANET..... Physique — —
WALLERANT..... Minéralogie.
ANDOYER..... Astronomie physique.
PAINLEVÉ..... Mathématiques générales.
HAUG..... Géologie.
TANNERY..... Calcul différentiel et calcul intégral.
RAFFY Application de l'analyse à la géométrie
HOUSSAY..... Zoologie.
H. LE CHATELIER. Chimie.
G. BERTRAND... Chimie biologique.
M^{me} P. CURIE..... Physique générale.
N..... Chimie
N..... Zoologie, Évolution des êtres organisés.
N..... Zoologie, anatomie, physiol. comparée.

Professeurs-adjoints. { PUISEUX Mécanique et astronomie.
LEDUC..... Physique.
HADAMARD..... Calcul différentiel et calcul intégral.
MATRUCHOT..... Botanique.
MICHEL Minéralogie.
BOUVEAULT..... Chimie organique.
BOREL Théorie des fonctions.
G. PRUVOT..... Anatomie comparée.
CAULLERY..... Zoologie, Evolution des êtres organisés.

Secrétaire..... A. GUILLET.

A MONSIEUR GASTON BONNIER

MEMBRE DE L'INSTITUT

PROFESSEUR A LA SORBONNE

Hommage respectueux

Témoignage de vive reconnaissance

INTRODUCTION

On sait que les Cupulifères sont des Dicotylédones apétales présentant un ovaire infère. Cette famille comprend les groupes suivants : les *Corylées*, à fleurs mâles dépourvues de calice et les *Fagacées* dont les fleurs mâles et femelles ont un calice. Les *Bétulées* que l'on comprend quelquefois parmi les Cupulifères, n'ont pas de calice aux fleurs femelles. Ce sont les principales espèces de ces deux groupes, celles que l'on rencontre plus particulièrement dans nos régions, qui ont été étudiées ici : les recherches ont porté sur les fleurs, les fruits et l'embryon des *Corylus Avellana* et *Carpinus Betulus* (*Corylées*), *Fagus silvatica*, *Quercus Robur* et *Castanea vulgaris* (*Fagacées*). La morphologie générale de ces diverses espèces a été intentionnellement laissée de côté. Divers ouvrages classiques (1) donnent sur l'appar-

1. Baillon. *Hist. des plantes*, VI, 227, 1878.

Engler et Prantl. *Pflanzenfamilien*, III, Teil, 1894, pp. 38 et 47.

Solereder. *Systematische Anatomie*, p. 893.

Pauchet

reil végétatif des Cupulifères d'excellentes descriptions.

Mais les études qui suivent ne visent que l'anatomie comparée des espèces citées plus haut au point de vue de la cupule, de l'anthère, du style, de l'ovaire et de l'embryon.

Les cupules et les bractées ont été étudiées comparativement dans le premier chapitre.

Dans le second chapitre, il est traité de la fleur mâle, du développement de l'anthère, de sa structure et de sa déhiscence.

L'anatomie comparée des styles et l'étude de l'appareil conducteur font l'objet du troisième chapitre.

Les deux derniers chapitres contiennent : l'un, quelques considérations sur les ovules au sujet de la fécondation et de l'avortement ; l'autre, l'étude du développement de l'embryon jusqu'à la maturité de la graine.

CHAPITRE PREMIER

RELATIONS ENTRE LES CUPULES, LES BRACTÉES ET LES ÉCAILLES DE BOURGEONS

On sait que les cupules enveloppant les fruits des différentes espèces de Cupulifères se présentent sous un aspect morphologiquement différent. Chez les *Corylées* cet organe est foliacé, d'aspect trilobé chez le Charme, et n'entourant le fruit que d'un côté, complètement enveloppant chez le *Corylus*. Les *Fagacées* présentent une cupule plus épaisse et portant souvent sur sa surface des émergences écailleuses régulièrement disposées (*Castanea*, *Fagus*). Les auteurs ont donné à cette cupule une origine diverse : les uns, Schacht (1) et Payer (2), la considèrent comme de nature pédonculaire ; Schacht désigne la cupule du Chêne sous le nom de disque, et Payer la regarde comme un repli du pédoncule.

1. Schacht. *S. Beiträge zur Anatomie und Physiologie*, v. Lehl, II, 140 ; *Der Baum*, 4.

2. Payer, *Fam. nat.*, 164.

M. Van Tieghem (1) considère la cupule comme formée de bractées soudées par leurs bords sur une longueur variable suivant les espèces. En étudiant l'anatomie comparée des cupules, des bractées et des écailles de bourgeons, nous verrons quels sont les rapports qu'il convient d'établir entre ces organes. Nous rechercherons ensuite laquelle des deux théories doit prévaloir. Pour cette étude, la comparaison a été établie entre les différents organes d'une même espèce, puis chez les différentes espèces.

De cette façon, il sera possible d'étudier les modifications subies par la bractée en vue des fonctions nouvelles de protection et de soutien qu'elle aura à remplir. L'étude particulière de la cupule de *Fagus silvatica* permettra de se rendre compte de la valeur des deux hypothèses émises, celle qui attribue à cette cupule une origine pédonculaire ou celle qui lui donne une origine foliaire.

CORYLUS AVELLANA

Bractée. -- Une bractée de Noisetier présente sur ses deux faces un épiderme dont quelques cellules donnent des poils simples. Ces poils sont de deux sortes (fig. 1n, Pl. I), les uns allongés, les autres renflés en massue avec une zone claire au centre de ce renflement. Les

1. Van Tieghem. *Traité de botanique*, p. 1419.

poils se lignifient de bonne heure et leur contenu protoplasmique se porte vers l'extrémité du poil où il se rassemble en formant un amas granulé à section triangulaire. Les poils renflés sont des poils sécréteurs ; on les retrouve chez toutes les Cupulifères avec les mêmes caractères ; les autres sont les poils protecteurs.

Les cellules sous-épidermiques sont collenchymateuses, sauf celles confinant à l'épiderme supérieur qui, dans la bractée jeune sont allongées radialement ; elles constituent l'assise palissadique (fig. 1, Pl. I).

L'intervalle compris entre le parenchyme et la bractée est formé de cellules épaissies à méats vers le centre, mais il n'y a pas à proprement parler de parenchyme lacuneux. Les faisceaux libéro-ligneux présentent la disposition suivante : du côté de l'épiderme externe, se trouvent les cellules libériennes disposées en lignes sinueuses, quelquefois arquées ; les éléments ligneux sont disposés en files radiales séparées par quelques rayons médullaires à parois minces. Tout autour des faisceaux ligneux se trouvent quelques cellules polyédriques, différentes du parenchyme fondamental. Il faut noter aussi une zone de répartition de l'oxalate de chaux localisée du côté externe entre la 4^e et la 5^e assise sous-épidermique.

Ecaille des bourgeons. — L'écaille externe des bourgeons se distingue de la bractée par un commencement de différenciation autour des faisceaux libéro-ligneux d'un arc sclérenchymateux, sur l'emplacement même des

cellules polyédriques entourant les faisceaux (fig. 2, Pl. I). La zone de répartition des cristaux mâclés d'oxalate de chaux est la même, et le liber conserve sa disposition typique signalée pour la bractée.

Quant à l'épiderme, il se cutinise davantage et des assises de liège se forment parfois du côté externe. Les poils sont de deux sortes et identiques à ceux décrits plus haut.

Le parenchyme dans le voisinage de l'épiderme est constitué par des cellules cellenchymateuses.

Cupule. — La cupule montre une différenciation plus avancée encore des éléments cellulaires. L'épaisseur de la bractée s'est accrue et l'anneau sclérenchymateux entourant les faisceaux libéro-ligneux s'est étendu jusqu'au voisinage de l'épiderme. Le parenchyme qui sépare les nervures reste cellulosique. Le bois et le liber affectent la même disposition que dans l'écaille de bourgeon, et il est à remarquer que la zone principale de mâcles d'oxalate de chaux occupe encore la cinquième assise sous-épidermique (fig. 3, Pl. I).

Quant aux poils, ils sont nombreux, développés du côté interne et surtout du côté externe.

En résumé, on assiste à une différenciation progressive des éléments cellulaires de la bractée, quand celle-ci se développe en vue d'un rôle particulier à remplir. L'écaille de bourgeon différencie du sclérenchyme autour des faisceaux libéro-ligneux et du liège à la partie périphérique. La cupule présente une sclérification

plus prononcée encore et les poils remplacent ici le liège. Le rôle de protection et de soutien attribué à ces deux organes amène donc une modification particulière de leurs éléments, leur origine restant la même malgré tout.

CARPINUS BETULUS

Bractée. — La bractée du Charme est identique à celle du Noisetier. Ces deux genres ont des affinités communes tant au point de vue morphologique qu'au point de vue anatomique. La seule différence notée (et encore est-elle peu importante) résulte dans ce fait que chez le *Carpinus*, le liber ne présente pas la disposition sinueuse ou arquée du Noisetier mais un arrangement sans direction particulière.

Écaille des bourgeons. — L'écaille des bourgeons présente sous l'épiderme externe cutinisé, deux assises de cellules allongées tangentiellement et la troisième assise est celle où se trouvent localisées les macles d'oxalate de chaux.

Le faisceau libéro-ligneux est entouré d'un arc sclérénchymateux, non encore complètement enveloppant. Le parenchyme extérieur aux faisceaux, présente des cellules arrondies avec méats. Il n'y a aucune trace de parenchyme lacuneux, les cellules avoisinant l'épiderme inférieur sont identiques à celles de l'épiderme supérieur.

Cupule. — Si l'on étudie maintenant la cupule, on remarque comme chez le Noisetier, une sclérification plus prononcée dans la zone de cellules entourant le faisceau libéro-ligneux.

L'anneau est développé et la sclérification s'étend de part et d'autre de ces faisceaux du côté de l'épiderme ; entre les nervures le parenchyme reste cellulosique. Bien que moins nombreux que chez le Noisetier, les poils se rencontrent sur les deux faces de la cupule.

Les modifications subies par la bractée sont donc les mêmes que celles observées pour le Noisetier.

QUERCUS ROBUR

Écaille des bourgeons. — Une coupe transversale pratiquée dans une écaille d'un bourgeon de *Quercus* permet de distinguer : un épiderme cellulosique sur les deux faces avec une cuticule nette du côté externe ; un parenchyme cellulosique formé de cellules collenchymateuses dans la région sous-épidermique, et de place en place, quelques îlots de fibres scléreuses, (fig. 4, Pl. I). Les faisceaux libéro-ligneux sont entourés par un arc de sclérenchyme non encore complètement différencié. Le bois est presque entouré par le liber qui, par endroits, est complètement enveloppant, et le bois n'a plus la disposition en files radiales caractéristique des *Corylées*. Sous l'épiderme se trouvent une ou deux assises

de cellules collenchymateuses. Les poils sont peu nombreux ; à noter, la formation de liège dans les écailles les plus extérieures. Cette production de liège est d'ailleurs la seule différence importante relevée entre la bractée et l'écaille de bourgeon, à part le développement moins prononcé et moins étendu de sclérenchyme, dans la bractée.

Cupule. — La structure de la cupule du Chêne diffère de celle des *Corylées* (fig. 5, Pl. I) ; elle est fort épaissie, couverte de poils et d'émergences écailleuses ; son épiderme externe est formé de petites cellules allongées tangentiellement ; le parenchyme sous-jacent cellulosique, présente de grandes cellules arrondies avec méats, rarement polyédriques. Dans ce parenchyme se trouvent des îlots de grosses fibres sclérenchymateuses formées de cellules à parois épaisses et dont la cavité est presque complètement oblitérée. Ces fibres sont courtes, grosses, réunies en plus ou moins grand nombre en nodules séparés les uns des autres par du parenchyme ordinaire (cellules arrondies). Les faisceaux libéro-ligneux parcourent la cupule en se rapprochant de la face interne le bois, allongé, plus ou moins en files radiales, est recouvert par un liber qui n'est jamais enveloppant. De ce groupe de faisceaux s'en détachent d'autres qui vont, à divers niveaux, irriguer les émergences de la cupule (productions foliacées qui ont reçu le nom de squamules).

Les poils sont nombreux sur les deux faces de la

cupule ; ils affectent les formes principales déjà décrites au sujet de *Corylus*.

Les caractères distinctifs de chaque organe foliaire peuvent être résumés comme il suit :

Écaille des bourgeons. — Parenchyme cellulosique et scléreux avec sclérenchyme mieux différencié que dans la bractée. — Liège.

Cupule. — Ilôts de sclérenchyme à fibres fortement épaissies, dans un parenchyme cellulosique (cellules avec méats. Productions écailleuses (squamules). Poils nombreux.

CASTANEA VULGARIS

Bractée. — Une bractée de Châtaignier présente un épiderme formé de petites cellules allongées tangentiellement, et un parenchyme sous-épidermique cellulosique légèrement collenchymateux formé de cellules à méats dans la région intermédiaire, mais ne constituant pas à proprement parler un parenchyme lacuneux.

Les faisceaux libéro-ligneux présentent un liber non enveloppant disposé en arc au-dessus des cellules ligneuses ; celles-ci n'ont pas toujours la disposition en files radiales ; parfois elles sont étendues tangentiellement (fig. 6, Pl. I).

Un anneau de sclérenchyme entoure le faisceau libéro-ligneux, cet anneau est complet autour des fais-

ceaux constituant les principales nervures (centrale et latérale), incomplet dans les nervures terminales.

Écaille des bourgeons. — L'écaille des bourgeons présente aussi un parenchyme cellulosique avec cellules, les unes sous-épidermiques, collenchymateuses, les autres (celles qui sont comprises entre les vaisseaux) arrondies avec méats.

De place en place, on remarque quelques cellules qui épaississent leurs parois pour devenir sclérénchymateuses ; elles apparaissent dans la zone sous-épidermique, du côté externe (fig. 7, Pl. I).

Les faisceaux libéro-ligneux sont disposés ici comme dans la bractée avec cette légère différence que la disposition du bois en files radiales est mieux prononcée. L'anneau sclérénchymateux existe autour de chaque faisceau et le recouvre totalement.

Du liège se forme de bonne heure par le cloisonnement de l'assise immédiatement sous-épidermique ; quatre à cinq assises de cellules subéreuses recouvrent les écailles de bourgeon les plus externes.

Cupule. — La cupule diffère de l'écaille des bourgeons par les amas de cellules scléreuses qu'elle présente à l'intérieur d'un parenchyme cellulosique comme celui de la bractée (fig. 8, Pl. II). Ces cellules scléreuses groupées de six à dix sont comme celles du Chêne fortement épaissies, à cavité presque oblitérée par les épaississements progressifs des parois.

Les faisceaux libéro-ligneux sont répartis ici à diffé-

rents niveaux dans la cupule ; une première zone se remarque du côté interne, parallèlement à la face intérieure de la cupule ; une autre du côté externe et une troisième intermédiaire. On verra plus loin, après l'étude du *Fagus silvatica*, quelle signification on doit attribuer à cette disposition particulière des faisceaux libéro-ligneux à plusieurs niveaux en épaisseur dans la cupule. On remarquera, dès maintenant, que leur section transversale ne présentant aucune obliquité dans leur direction, il ne saurait être question d'un passage de l'un à l'autre à une hauteur quelconque dans la cupule.

Il existe aussi dans la cupule du Châtaignier, des squamules foliacées qui la recouvrent irrégulièrement et de poils fort nombreux. Quant aux nombreux piquants qui la recouvrent, ils ont été l'objet d'une étude particulière (1).

Chaque faisceau libéro-ligneux comprend des vaisseaux de bois annelés, spiralés et ponctués, recouverts par le liber qui a une tendance à devenir enveloppant.

En coupe longitudinale on observe une quantité considérable de mûcles d'oxalate de chaux, lesquelles sont surtout localisées entre les vaisseaux du bois et ceux du liber. Cette remarque s'applique également à la cupule du Chêne et à celle du Hêtre.

On pourra noter ici que le liège et les poils existent rarement ensemble. Dans l'écaille de bourgeon, pres-

1. M. A. Lothelier. — *Recherches anatomiques sur les épines et les aiguillons des plantes, Revue génér. de Bot.*, T. 5, 1892.

que dépourvue de poils, le liège forme quatre à cinq assises sous-épidermique ; dans la cupule qui est protégée par un feutrage complet de poils et d'aiguillons, le liège n'existe pas. Ce fait a déjà été constaté à propos d'autres espèces étudiées précédemment : on en verra encore une confirmation dans l'étude du Hêtre.

FAGUS SILVATICA

Bractée. — Une coupe transversale d'une bractée de Hêtre montre un épiderme externe et interne à cellules allongées tangentiellement ; l'assise palissadique représentée dans les bractées jeunes, se cloisonne de bonne heure dans le sens tangentiel et finit par ne plus se distinguer du parenchyme de la bractée adulte. Ce parenchyme homogène sur les deux faces de la bractée est formé de cellules polyédriques légèrement collenchymateuses, tandis que le parenchyme central est formé de cellules arrondies avec méats (fig. 9, Pl. II).

Chaque nervure de la feuille comprend un faisceau libéro-ligneux entouré par un anneau de sclérenchyme. Le bois se présente en files radiales disposées toutes autour d'un petit cercle constitué par quelques cellules non lignifiées. Chaque file radiale de cellules ligneuses est entourée d'un arc de liber qui a une tendance à devenir enveloppant, les quelques rayons médullaires sont peu apparents, toujours étroits et quelquefois nuls

entre chaque zone libéro-ligneuse. Cette disposition, on le verra, persistera partout au fur et à mesure de l'évolution de la bractée.

Un arc de sclérénchyme quelquefois complètement enveloppant entoure chaque faisceau.

Ecaille des bourgeons. — A part les deux épidermes, on ne trouve rien de cellulosique ; le parenchyme est sclérifié, les fibres sont longues et peu épaissies ; seules, celles qui avoisinent chaque faisceau sont plus épaisses. La disposition du bois et du liber est la même que pour la bractée ; le liber tend à devenir de plus en plus enveloppant et il n'y a plus aucune trace d'assise palissadique (fig. 10, Pl. II).

Cupule. — La différenciation s'accroît quand on envisage la structure de la cupule.

Une coupe pratiquée dans la partie moyenne de la cupule (fig. 11, Pl. II), montre un parenchyme complètement sclérifié avec fibres de deux sortes : les unes longues et épaissies situées à la partie inférieure de la cupule, les autres moins longues et moins épaisses avoisinant les faisceaux.

Les faisceaux vasculaires sont disposés, comme dans la cupule du Châtaignier, suivant trois niveaux différents, et une coupe rigoureusement transversale n'indique aucune obliquité dans leur direction. Nous verrons plus loin à quelles causes il convient d'attribuer cette anomalie apparente.

Les émergences de la cupule situées toutes du côté

externe ont nettement la caractéristique des bractées et doivent être considérées comme des productions d'origine foliaire. Les unes sont étalées en forme d'écailles, les autres sont moins allongées et affectent une forme arrondie au sommet, rétrécie à la base. Toutes ont les caractères des bractées et doivent en être rapprochées. Leur épiderme est en continuité avec celui de la cupule et leur parenchyme est formé de cellules avec méats, les unes polyédriques, les autres arrondies. Leurs faisceaux libéro-ligneux proviennent du faisceau le plus externe de la cupule.

Quant aux poils qui recouvrent les deux faces de cet organe, ils affectent les formes déjà décrites. Ils sont ici plus nombreux, plus allongés et forment un feutrage serré aussi bien à l'intérieur qu'à l'extérieur.

Caractères distinctifs. — En passant de la bractée à l'écaille des bourgeons on note donc une sclérification de plus en plus complète du parenchyme.

Quant aux caractères distinctifs de la cupule ils peuvent se résumer ainsi. Parenchyme scléreux avec fibres de deux sortes. Faisceaux libéro-ligneux à plusieurs niveaux dans la cupule. Emergences d'origine foliaire.

FORMATION DE LA CUPULE

Pour mieux suivre la marche de la formation de la cupule, il importe de se reporter à la disposition de l'inflorescence femelle. Cette inflorescence est une cyme

bipare (fig. 1) ; pour un groupe de trois fleurs, on remarque, une bractée axillante Bx, deux autres bract

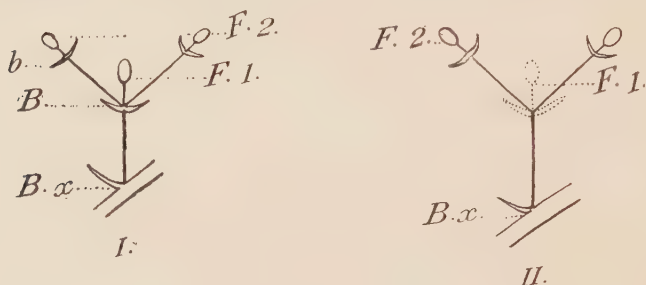


Fig. 1. — I. Inflorescence de *Castanea vulgaris*. — II. Inflorescence de *Fagus silvatica*.

Bx, bractée axillante ; B, bractée de la fleur F_1 de première génération ; bb, bractées des fleurs de seconde génération F_2 et F_2 . La bractée B et la fleur F_1 ne sont pas représentées en II.

tées B, à la base de la fleur de première génération F_1 , et de chaque côté deux autres bractées b à la base des fleurs de seconde génération F_2 et F_2 . Cette disposition type de l'inflorescence est complètement réalisée dans le *Castanea vulgaris* (fig. I). Chez le *Fagus silvatica* (fig. 1-II), que l'on prend ici comme exemple, les bractées B et la fleur correspondante F_1 ne se développent point ; dans le *Quercus Robur*, ces mêmes bractées n'existent point mais la fleur F_1 subsiste toujours, par contre les fleurs de deuxième génération F_2 et F_2 ne sont pas représentées, mais les bractées b subsistent.

Etudions maintenant la cupule du *Fagus* en coupes transversales et en coupes longitudinales.

Si l'on fait des coupes en séries à partir de la base de

la cupule en allant vers la partie moyenne de l'organe, on note d'abord une structure pédonculaire bien nette.

A un niveau un peu plus élevé, on voit les faisceaux, groupés à chaque angle, se diviser et donner des faisceaux latéraux destinés aux bractéoles qui persistent sur le pédoncule ; leur point d'insertion se trouve sur le pédoncule mais au-dessous de la cupule.

A un niveau un peu plus élevé encore, à l'endroit même où la coupe s'élargit, on remarque, au centre du pédoncule, deux cercles de faisceaux libéro-ligneux, qui se continuent sans modification aucune jusqu'à la base de l'ovaire, chacun des faisceaux les plus externes se divise en trois branches, ce qui donne en définitive pour l'ensemble de la coupe, quatre groupes de trois faisceaux (un à chaque angle du quadrilatère pédonculaire).

Ces faisceaux sont destinés aux bractées b et à leurs bractéoles ; ils parcourent la cupule pour se terminer aux extrémités mêmes des organes qui la constituent.

Une coupe longitudinale axiale pratiquée dans une cupule jeune (fig. 2) permet de suivre l'ensemble du trajet des vaisseaux indiqués en coupe transversale. Les faisceaux les plus intérieurs F_1 appartiennent au pédoncule, ils se ramifient dans la partie sous-jacente à l'ovaire ; immédiatement au-dessus, on remarque les faisceaux en arc de la partie basilaire de l'ovaire.

Le groupe de faisceaux F_2 , toujours caractérisé par le bois intérieur et le liber externe et enveloppant s'arrête avant la limite atteinte par le premier.

Quant au groupe le plus externe F_3 , il donne directement les faisceaux destinés aux bractées.

La bractéole du pédoncule est vascularisée, et son

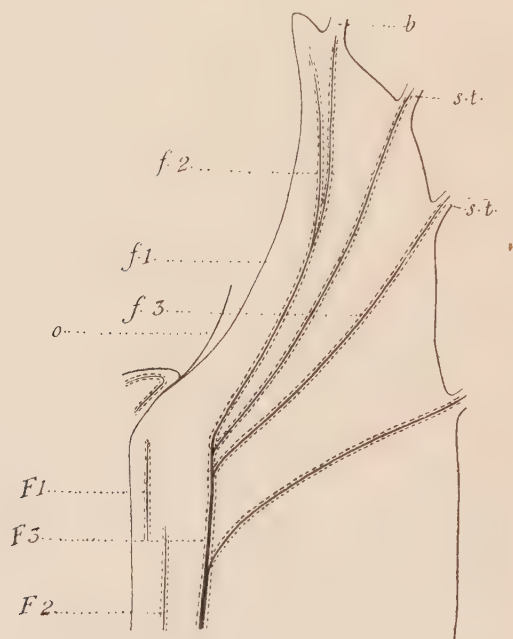


Fig. 2. — Passage des faisceaux du pédoncule dans la cupule de *Fagus silvatica*.

F_1 , F_2 , F_3 , faisceaux du pédoncule ; F_3 donne f_1 , f_2 et f_3 ;
 o , ovaire ; b , bractées ; st , stipules de b .

point d'attache se trouve au-dessous de la cupule ; puis les bractées secondaires b et leurs bractéoles st reçoivent à leur tour les ramifications du faisceau F_3 . Ce passage s'effectue au même point pour ces trois organes

foliaires (fig. 2) ; ce sont donc trois bractées insérées sur le pédoncule au même niveau. Suivons ces ramifications dans leur course au travers de la cupule, et désignons-les en allant de la face interne à la face externe par f_1 , f_2 et f_3 .

Le faisceau f_1 chemine le long de la cupule, à peu de distance de la face interne ; aux deux tiers inférieurs de sa course, il se dédouble, par suite d'un accroissement prédominant de la cupule du côté interne, une partie avoisinant la face interne, l'autre partie se rendant directement dans la partie libre de la bractée b dont on aperçoit nettement l'extrémité libre dans la cupule jeune. Cet accroissement prédominant d'un organe foliaire au cours de sa différenciation a été décrit maintes fois, notamment par M. C. de Candolle (1). Au fur et à mesure que la cupule se développe, il devient difficile de saisir la cause de ce dédoublement par suite de la soudure de la bractée b mais le dédoublement de ce faisceau persiste toujours et va en s'accroissant.

Quant aux faisceaux f_2 et f_3 , ils cheminent presque parallèlement sans une très grande obliquité dans leur course ce qui explique pourquoi une section transversale de la cupule laisse voir leurs vaisseaux non obliques. Les extrémités libres des bractées b se voient nettement dans la cupule jeune et les terminaisons des faisceaux s'y remarquent aisément.

1. C. de Candolle, Sur les bractées florifères. *Bulletin de l'Herbier Boissier*, VI, n° 3, pp. 124-125.

Toutes les émergences de la cupule sont vascularisées par les faisceaux les plus externes de cette cupule. De

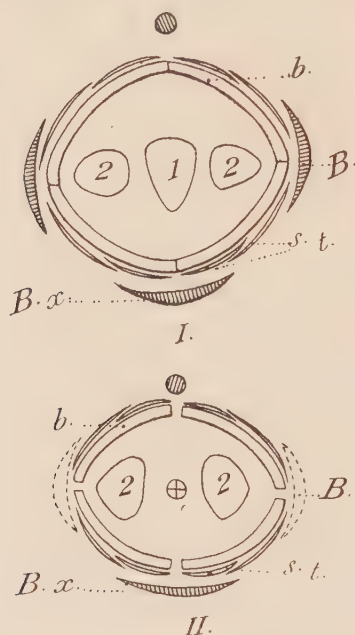


Fig. 3. — I. Diagramme de la fleur femelle du *Castanea vulgaris*. *Bx*, bractée axillante, *B*, bractée de la fleur F_1 (voir fig. 4) ; *bb*, bractées des fleurs F_2 et F_2 soudées, bord à bord pour former la cupule ; *st* et *st*, stipules des bractées *b* soudées à celles-ci et soudées entre elles. — II. Diagramme de la cupule de *Fagus silvatica*. Mêmes lettres, mêmes désignations.

cette disposition particulière des faisceaux libéro-ligneux, on doit donc forcément arriver à la conclusion suivante : la cupule est formée par la soudure des bractées *b* et des bractéoles *st.*, soudure qui se produit

bord à bord, et de telle manière que la face interne de chaque bractée soit soudée à la face externe de celle qui lui est superposée ou alterne. Les quatre bractées *b*, et les huit bractéoles ou stipules *st.* constituent donc la cupule.

Dans le diagramme qu'il donne de la fleur femelle du *Fagus silvatica*. Eichler (1) considère bien la cupule comme formée par les bractées *b*, mais il donne aux stipules une indépendance qu'elles n'ont pas, et encore ne représente-t-il que la moitié des stipules existant. Le diagramme de cette fleur doit donc être modifié de la façon suivante (fig. 3, II).

La cupule du *Castanea vulgaris* ne diffère pas de celle de *Fagus silvatica*; le diagramme en diffère par les bractées primaires B, qui sont représentées bien que n'entrant pas dans la constitution de la cupule (fig. 3, I).

Quant à la cupule du *Quercus Robur*, elle diffère de celles étudiées précédemment en ce que les bractées *b* s'unissent seules l'une à l'autre sans soudure de bractéoles.

L'opinion qui doit prévaloir est donc celle qui donne à la cupule même une origine foliaire, la partie inférieure et élargie de cet organe étant seule d'origine pédonculaire.

1. Eichler, *Blüthendiagramme*, t. II, p. 24, 1878.

CHAPITRE II

L'ÉTAMINE

DÉVELOPPEMENT ET STRUCTURE DE L'ANTHÈRE

Chez les *Corylées*, les étamines sont insérées sous des écailles alternes et imbriquées du chaton.

Chaque écaille recouvre deux autres écailles latérales, et sur la ligne d'union de ces appendices foliaires, s'insèrent les filets staminaux bifurqués en Y, dont chaque branche porte une anthère biloculaire. En pratiquant des coupes longitudinales dans des chatons jeunes de *Corylus Avellana*, M. C. de Candolle (1) constata que les organes floraux résultent d'un développement secondaire de la bractée dont la base devient le siège d'une nouvelle formation de méristème actif du côté de sa face supérieure.

La disposition des étamines par rapport aux bractées

1. C. de Candolle, Sur les bractées florifères, *loc. cit.*, p. 123.

varie suivant les genres ; chez les *Fagacées*, elles sont groupées en épis à l'aisselle de bractées et alternes (*Quercus*), réunies au fond d'une coupe foliaire et lobée (*Fagus*) ou bien disposées en chatons allongés et grêles à l'aisselle des bractées (*Castanea*).

Développement de l'anthère. — Si l'on pratique des coupes dans une étamine très jeune du *Castanea vulgaris* ou *Corylus Avellana*, on voit se produire de bonne heure une différenciation des cellules appartenant à la zone sous-épidermique de l'anthère (fig. 12, Pl. II).

Immédiatement au-dessous d'une série de cellules disposées régulièrement et constituant l'épiderme, on remarque une autre assise cellulaire en voie de division avec cloisonnement, d'abord en direction tangentielle ; on a alors une file de cellules présentant des noyaux très nets et beaucoup plus gros que ceux de la zone épidermique, des cloisonnements radiaux et horizontaux s'établissent bientôt dans cette zone primitive ; en définitive, il reste quatre assises sous-épidermiques et au centre de la future loge de l'anthère apparaissent les cellules mères des grains de pollen.

Ces cellules présentent un contenu protoplasmique abondant et de gros noyaux à plusieurs nucléoles ; leurs dimensions, leurs noyaux très gros, et leurs nucléoles les distinguent immédiatement des cellules voisines. Tout autour des cellules mères se trouve l'assise nourricière dont les cellules contiennent chacune deux

noyaux plus petits ; le protoplasma apparaît granuleux et les cellules sont bourrées d'amidon.

La division en quatre de la partie centrale de la loge est bientôt suivie d'une segmentation des noyaux dans toutes les directions. La division continuant à se produire, on arrive au stade de formation des grains de pollen qui s'établit par le processus commun aux Dicotylédones en général.

L'assise nourricière et celle qui lui est immédiatement contiguë du côté de l'épiderme, se résorbent au fur et à mesure de l'accroissement de l'anthere ; à un stade du développement plus avancé encore, on note la réduction presque complète de ces deux assises sous-épidermiques ; leurs membranes s'étirent et il ne reste bientôt plus au moment de la formation du pollen que des filaments celluloseux ne se reliant plus que faiblement l'un à l'autre et contenant encore, entre les mailles du tissu très lâche qu'ils emprisonnent, de faibles granulations colorées en bleu par l'eau iodée. Cette réduction des assises sous-épidermiques se fait plus ou moins rapidement suivant les espèces. Chez le *Quercus*, ces deux assises restent visibles presque jusqu'à la maturité de l'anthere sans présenter de déformation appréciable.

La formation des grains de pollen a lieu suivant le mode habituel, par séparation des cellules mères suivie d'une division en quatre dans chaque cellule.

STRUCTURE ET DÉHISCENCE DE L'ANTHÈRE

Nous allons étudier la structure de l'anthère à partir du moment où disparaît l'assise nourricière jusqu'à la maturité, puis nous verrons comment s'effectue sa déhiscence (1).

Corylus Avellana. — L'anthère jeune de *Corylus* (fig. 13, Pl. III), présente deux loges séparées par un parenchyme cellulosique à parois minces et plissées. Le faisceau du connectif comprend trois à cinq vaisseaux de bois annelés et spiralés qui sont la continuation directe des vaisseaux du filet. Un liber plus abondant accompagne ce bois et se différencie de bonne heure.

L'épiderme de l'anthère est formé de cellules assez régulières qui, d'abord cellulosiques, lignifient leurs parois, et dont le contenu cellulaire se désorganise et subit une transformation en prenant des épaissements affectant différentes formes. Cette lignification de l'épiderme est interrompue au voisinage de la ligne de déhiscence où il se continue à cet endroit par quelques cellules à parois minces. Les étamines de *Corylus* se développant pendant l'hiver, on comprend la raison d'être de cette lignification précoce de l'anthère. Les tissus sous-jacents, et en particulier les grains de pol-

1. L. Pauchet, *Sur la déhiscence de quelques anthères*; Comptes-Rendus de l'Académie des sciences, juin 1907.

len, sont protégés ainsi contre les grands froids. L'assise nourricière et les deux assises qui lui sont superposées disparaissent peu à peu ; seule, l'assise immédiatement sous-épidermique persiste, c'est elle qui, ainsi qu'on va le voir, constitue l'assise à déhiscence. Une coupe transversale pratiquée dans une anthère de Noisetier, peu avant la maturité, montre un épiderme dont les parois cellulaires sont presque entièrement lignifiées. Seule la partie périphérique de l'épiderme reste non lignifiée, cette zone enveloppante correspondant à la cuticule épidermique a tous les caractères de la membrane cellulosique, les réactifs de la cellulose agissant sur elle de la même façon, et elle doit être considérée comme formée de cellulose. Quant à l'assise sous épidermique, elle présente dans chacune de ses cellules des bandelettes de cellulose épaissie affectant la forme de bâtonnets et disposées radialement (fig. 14, Pl. III). C'est là un caractère important des Cupulifères ; partout, chez toutes les espèces étudiées, les bandes de cellulose se retrouveront identiquement placées et identiquement constituées.

Ces bandes cellulosiques se présentent aussi dans les cellules sous-épidermiques sur les faces verticales et latérales ; mais elles sont disposées perpendiculairement aux parois et tangentiellement. A leur point de jonction avec la paroi, ces bâtonnets se renflent et leur base élargie se trouve en continuité avec la paroi cellulaire.

Les grains de pollen sont libres maintenant dans la cavité unique de l'anthère, les deux loges communiquent par suite de la résorption de la partie intermédiaire composée de cellules plissées et peu résistantes qui disparaissent définitivement au moment de la maturité (fig. 15, Pl. III).

Comment l'anthère va-t-elle s'ouvrir pour laisser échapper le pollen ? M. Leclerc du Sablon (1) a montré qu'il y a toujours une relation étroite entre l'ouverture de l'anthère et sa structure, et que d'autre part, les causes de cette déhiscence sont purement physiques. Desèchement des parois de l'assise mécanique sous l'influence de la sécheresse de l'air ; contraction plus ou moins grande des parois cellulosiques ou lignifiées, et rupture des valves avec fléchissements des bords, soit à l'intérieur, soit à l'extérieur : telles sont les phases de l'ouverture d'une anthère, en général.

Ici les épaisissements lignifiés se trouvent à la partie supérieure de l'assise sous-épidermique.

Considérons deux des cellules dans cette assise sous-épidermique et prenons-les au voisinage de la ligne de déhiscence, de part et d'autre de cette ligne (fig. 17, Pl. III). Sous l'influence de la sécheresse de l'air, la partie externe *l*, va se contracter moins que les parois latérales et internes, moins surtout que les bandes cellulosiques, car la cellulose pure se contracte plus que la

1. Leclerc du Sablon : Recherches sur la structure et la déhiscence des anthères, *Annales des Sc. nat.*, série 7, 1885, pp. 97 à 134.

cellulose lignifiée et moins que la cellulose épaissie. Les cellules considérées vont donc prendre la disposition indiquée sur la figure 11. La traction résultant de ce raccourcissement inégal, se produisant partout et particulièrement au voisinage des deux valves, il va en résulter un raccourcissement de l'assise dans le sens indiqué (v. fig. 17, 1 et 11, Pl. III). Ce raccourcissement se produira dans les trois sens, puisque les bandes cellulosiques existent partout comme on l'a vu et dans une direction tangentielle. Il y aura deux temps dans l'ouverture ; d'abord un décollement de la partie définitivement en contact ; ensuite une séparation définitive, en même temps que le bord libre des valves s'infléchira en dedans, par suite de cette inégalité de raccourcissement constatée plus haut entre la partie externe et la partie interne des cellules dans l'assise ; sous-épidermique on passera de la position indiquée par la figure 14, à celle indiquée par la figure 15 les parois des cellules de cette assise sous-épidermique se contractant, elles aussi, dans les deux sens. Les bords resteraient complètement infléchis et la déhiscence serait introrse, si la partie périphérique de l'épiderme n'influençait pas cette ouverture ; en réalité, une fois les bords libres, il y a relèvement de ces bords, par suite de la contraction de cette cuticule ; malgré tout, la flexion des loges vers le tiers de leur longueur indique encore que la déhiscence est bien introrse (fig. 16, Pl. III).

CASTANEA VULGARIS

L'anthère du Châtaignier doit être rapprochée de celle du Noisetier, comme structure et comme déhiscence. Elle présente quatre loges comme celle de toutes les Fagacées. L'épiderme est représenté par des cellules régulières, allongées tangentiellement et dont les parois sont imprégnées de lignine. Cette lignification des parois de l'anthère est bien moins prononcée que chez le Noisetier mais elle peut être mise facilement en évidence au moyen des réactifs de la lignine. Cette lignification incomplète de l'épiderme trouve son explication dans ce fait que le développement de l'étamine du *Castanea* a lieu en juillet-août pendant la saison la plus chaude de l'année. Elle a pour but de protéger l'anthère contre la trop grande sécheresse résultant d'une transpiration abondante. Immédiatement au-dessous de l'épiderme se trouve l'assise mécanique avec les caractères indiqués précédemment pour le *Corylus Avellana*. Les bandes cellulosiques sont ici comme chez le Noisetier plus nombreuses sur les faces supérieure et inférieure. Leur disposition radiale sur ces deux faces est très nette et leur épaissement très marqué.

Les assises nourricières et transitoires ont presque disparu à la maturité ; le parenchyme interlocaire disparaît de sorte que les loges communiquent deux à deux.

Déhiscence. — Considérons comme nous l'avons fait

pour le Noisetier quelques-unes des cellules de l'assise sous-épidermique (fig. 18 et 19, Pl. III et Pl. IV). La constitution des parois cellulaires étant la même (à part la lignification moins prononcée des cellules sur la partie externe), l'influence de la sécheresse de l'air déterminera une contraction *sur place* de ces cellules avec un léger retrait dans le sens tangentiel. Il en résultera comme pour le *Corylus* un écartement des valves, une rupture et une flexion vers l'intérieur des loges. Il y aura une déhiscence légèrement introrse (fig. 20 et 21, Pl. IV), et, comme l'épiderme ne présente point de bande externe cellulosique le recouvrant complètement, les valves resteront légèrement fléchies vers les loges. On voit déjà que, à une modification des propriétés des parois cellulaires, correspond une modification dans l'ouverture de l'anthere.

FAGUS SILVATICA

En étudiant l'anthere de *Fagus silvatica* et sa déhiscence, on étudiera par là même, celle du *Carpinus Betulus* et du *Quercus Robur*, aucune différence n'existant entre ces trois espèces. On peut faire à ce propos la même remarque qui a déjà été faite à propos du *Quercus* : l'assise nourricière et les assises transitoires restent visibles pendant un certain temps pour ne disparaître définitivement qu'à la maturité. L'anthere présente quatre sacs polliniques, il nous suffira de considérer les

deux loges voisines pour nous rendre compte de la structure et de la déhiscence de l'anthère. La paroi des sacs polliniques comprend un épiderme, une assise sous-épidermique et le reste des assises préexistantes. Dans le *Fagus* et dans le *Carpinus*, cette zone interne est représentée seulement par un cordon granuleux rattaché à la précédente assise par quelques filaments cellulotiques, les uns intacts, les autres plissés et dirigés plus ou moins obliquement. L'épiderme est formé de cellules allongées tangentiellement et dont les parois entièrement cellulotiques ne présentent aucun épaississement lignifié.

L'assise sous-épidermique, seule intéressante au point de vue de sa constitution spéciale présente les caractères de celles étudiées précédemment sauf en ce qui concerne la lignification de la partie confinante à l'épiderme (fig. 22 et 23, Pl. IV).

Déhiscence. — Considérons les cellules qui se trouvent situées de chaque côté de la ligne de déhiscence et qui appartiennent à deux loges voisines. Elles présentent, comme toutes celles de l'assise sous-épidermique d'ailleurs, des bâtonnets de cellulose épaissies, disposés perpendiculairement à leur paroi et dans le sens radial, mais les deux dernières cellules sous épidermiques, appartenant d'une part à la loge de gauche, d'autre part à celle de droite, ne sont pas contiguës. Elles sont séparées par des cellules allongées radialement à parois plissées qui s'intercalent entre les cellules épidermiques

et qui n'ont point disparu au moment de la résorption du parenchyme interloculaire.

C'est par l'action de l'assise mécanique sous-épidermique que cette partie va disparaître séparant ainsi complètement les deux bords de l'anthère. Par suite de la contraction des bâtonnets cellulotiques à l'intérieur des cellules, les parois opposées vont se rapprocher les unes des autres, et il y aura une contraction de l'assise sous-épidermique sur toute la longueur de l'anthère, dans les trois sens : radial, tangentiel et latéral (fig. 24-I, Pl. IV.) Au niveau de la ligne de déhiscence on remarque une concavité accentuée. Si l'on examine l'effet de la contraction des cellules particulièrement à cet endroit on remarque que les tensions résultant de la contraction dans le sens radial seulement sont dirigés obliquement et inversement l'une de l'autre; il résulte de ceci que le parois des cellules intercalaires sont séparées l'une de l'autre et dirigées, celles du côté droit vers la droite et les autres vers la gauche. Cette disposition caractéristique est réalisée sur la coupe transversale de *Carpinus Betulus* (fig. 23, Pl. IV). Si l'on tient compte également des contractions dans le sens tangentiel, on voit que le résultat définitif sera le décollement complet de ces cellules intervalvaires, les valves se sépareront simplement sans inflexion en dedans sans recourbement à l'extérieur, leurs extrémités restant simplement en place (fig. 24, Pl. IV), et rien n'indiquera le moindre changement dans les courbures des valves : c'est la déhis-

cence sur place, caractéristique des trois espèces citées.

Conclusions. — Pour résumer les quelques résultats exposés dans ce chapitre, on arrive aux conclusions suivantes :

Le développement de l'anthère se poursuit d'une façon identique chez les différentes Cupulifères.

L'anthère mûre présente une assise sous-épidermique à bandelettes de cellulose épaissie se retrouvant chez toutes les espèces avec les mêmes caractères, l'épiderme est lignifié totalement chez le *Corylus Avellana*, partiellement chez le *Castanea vulgaris*, il reste cellulosique chez les autres espèces.

De l'étude des parois cellulaires de l'assise sous-épidermique (éléments lignifiés imprégnés de lignine ou cellulosiques) on peut déduire le mode d'ouverture des anthères, confirmé par l'examen des coupes.

Déhiscence introrse avec relèvement du bord des valves : *Corylus Avellana*.

Déhiscence légèrement introrse : *Castanea vulgaris*.

Déhiscence sur place : *Fagus silvatica*, *Quercus Robur*, *Carpinus Betulus*.

Ainsi qu'on l'a vu dans le cours de cet exposé, la déhiscence des anthères est en relation directe avec la structure de leurs parois (1).

1. Leclerc du Sablon, *loc. cit.*

CHAPITRE III

ANATOMIE COMPARÉE DES STYLES

Les styles des *Corylées* au nombre de deux, sont réunis seulement par leur base dans le pistil jeune, soudés jusqu'à une hauteur variable dans le pistil plus âgé.

Les *Fagacées* présentent plusieurs styles, au nombre de trois chez le Chêne et le Hêtre, de six à neuf chez le Châtaignier.

La soudure des styles a lieu à différents niveaux selon les espèces ; le style composé unique qui en résulte est plus ou moins recouvert de poils, ceux-ci parfois très développés.

L'étude anatomique des styles du *Fagus silvatica* et du *Castanea vulgaris* a été faite par M. Guéguen (1).

Tognini (2) a étudié également cette dernière espèce surtout au point de vue des canaux stylaires.

1 Guéguen, *Anatomie comparée du tissu conducteur du style et du stigmate des Phanérogames*. Ann. sc. nat. Bot., 1887.

2. Tognini, *Ricerche di morfologia ed anatomia sul fiore femminile sul frutto del Castagno* (Atti del R. Inst. dell' Univ. di Pavia, 1892).

On verra ici quelles différences existent entre les *Corylées* et les *Fagacées* tant au point de vue de l'anatomie de l'organe qu'au point de vue de l'appareil conducteur.

Corylées. — Le style du *Corylus Avellana* examiné en coupe transversale (fig. 25, Pl. V), présente un épiderme formé de cellules très allongées dans le sens radial, dont les parois sont sinueuses et parfois fortement plissées.

Les assises sous-épidermiques sont collenchymateuses ; au-dessous d'elles se trouvent des cellules polyédriques à méats nombreux ; enfin, au centre de la coupe, on remarque trois ou quatre cellules à dimensions beaucoup plus grandes, à parois légèrement épaissies et qui, en se résorbant plus tard, livreront passage au tube pollinique. Il n'existe aucune différenciation de l'appareil vasculaire.

Le style du *Carpinus Betulus* présente beaucoup d'analogie avec celui de *Corylus*. Les cellules du centre sont plus nombreuses (fig. 26, Pl. V.), de cinq à six, irrégulières et épaissies. On n'y trouve également aucune trace de l'appareil vasculaire. En se résorbant, les cellules du centre (fig. 29, Pl. V), forment un canal conducteur à parois irrégulières, dans lequel chemineront les tubes polliniques pour arriver jusqu'à l'ovaire.

Vu en coupe longitudinale (fig. 28, Pl. V), cet appareil conducteur se présente sous forme de cellules allongées avec, çà et là sur les bords, quelques produc-

tions d'origine cireuse que l'orcanette acétique met nettement en évidence. Cette cire retient le tube pollinique et le maintient dans le canal le long duquel il doit cheminer.

Les papilles stigmatiques du Charme (fig. 27, Pl. V), recouvrent le style en forme de coiffe ; ces papilles sont en massue, ovoïdes au sommet et rétrécies à la base ; elles contiennent une notable quantité de matière cireuse destinée à retenir le pollen. Il est à remarquer que l'épiderme contient lui aussi une quantité notable de cire et les grains de pollen germent facilement dans ses cellules, les uns pénétrant jusqu'à l'ovaire par le canal central, les autres cheminant dans l'assise sous-épidermique du style et arrivant finalement jusqu'aux ovules par pénétration intercellulaire (1) ; le canal central étant toujours l'appareil conducteur principal mettant en communication le sommet du style avec l'ovaire.

Fagacées. — Le style central du *Fagus silvatica* (fig. 33, Pl. VI), résulte de la soudure des trois branches stylaires, correspondant chacune à un carpelle. Il est garni de poils nombreux ; l'épiderme, contrairement à celui des styles de *Corylées*, est formé de cellules étroites, la cuticule y est plus apparente. Le parenchyme avoisinant l'épiderme est formé de collenchyme surtout dans la région sous-épidermique, puis viennent d'autres cellules présentant quelques méats.

1 Nawaschine a observé un fait analogue chez le Bouleau (v. *Index bibliographique*).

Les faisceaux libéro-ligneux sont disposés par groupes de cinq autour d'une gouttière située à la partie supérieure de la feuille modifiée. Les faisceaux ne sont pas également développés ; les uns restent petits, les autres, ceux situés en face de la gouttière, sont plus développés ; chacun d'eux comprend quelques vaisseaux annelés et spiralés en files radiales, avec du liber superposé, mais non enveloppant. Ces faisceaux sont entourés, çà et là, de quelques cellules non encore complètement différenciées en sclérenchyme (fig. 32, Pl. V).

Quant à la gouttière conductrice, elle est limitée par des cellules allongées radialement sur tout le pourtour de l'invagination foliaire ; elle est entourée par un arc de sclérenchyme. Les masses cireuses déjà observées chez les Corylées se retrouvent ici tout le long de l'épiderme de la gouttière (1).

Castanea vulgaris. — Les branches stylaires de *Castanea vulgaris*, appelées ici branches stigmatiques, diffèrent de celles de *Fagus* par leur section plutôt elliptique et déformée (fig. 34, Pl. VI). Au centre de ces branches stigmatiques se trouve un parenchyme formé de petites cellules polyédriques à parois légèrement collenchymateuses. Des cellules sclérifiées sont disposées en arc ou en anneau autour de ce parenchyme central.

Les faisceaux libéro-ligneux sont répartis en demi-cercle et leur nombre varie de cinq à six dans chaque branche.

1 Guéguen, *loc. cit.*

Si maintenant l'on étudie le style unique résultant de la soudure des branches stigmatiques, on remarque que chaque branche, tout en conservant sa structure anatomique à peu près identique, comprend des faisceaux libéro-ligneux disposés suivant deux demi-cercles et en nombre variable de cinq à sept, les uns médians, plus développés que les autres latéraux. En allant du sommet des styles vers la base, les faisceaux médians se sont rapprochés du côté externe et les autres ont continué leur course à la même hauteur dans le style.

De plus, on voit que le parenchyme central à petites cellules polyédriques, est mis en relation avec les fentes étoilées du style central par un canal très étroit, parfois à peine indiqué, souvent fermé (fig. 35 et 36, Pl. VI). Il est certain que, ni ce parenchyme central, ni ce canal incomplet du style ne sont conducteurs. En pratiquant des coupes dans des styles de plus en plus âgés, on n'assiste pas à la résorption des cellules centrales ; celles-ci se conservent intactes pendant la maturité de l'ovaire ; quant au canal, toujours très étroit et souvent à peine indiqué, il conserve à peu près sa direction en se rapprochant de l'ovaire et se termine avant d'y arriver ; c'est bien plutôt une fissure incomplète résultant d'un écartement de chaque branche soudée qu'un canal à proprement parler ; il est à remarquer d'ailleurs que cette fissure n'existe pas partout.

Il n'en est pas de même de la fente étoilée qui sépare les différentes branches stigmatiques incomplètement

soudées ; les cellules qui tapissent les parois de cette fente ont leurs parois garnies de cire et les grains de pollen en voie de germination s'y rencontrent en abondance. M. Guéguen (1) n'est pas d'accord avec M. Tognini sur la conductibilité de cette fente. « Il n'est pas certain, dit-il, que cette fissure soit seule conductrice comme le veut Tognini ou même qu'elle soit conductrice ». Les observations précédentes montrent que cette fissure peut être conductrice. Il est vrai que cette fente n'est pas en communication directe avec la cavité ovarienne, mais il est certain aussi que le court intervalle qui l'en sépare n'est pas un empêchement à la pénétration du tube pollinique jusqu'à l'ovaire, les cellules qui se trouvent dans cette région se résorbant souvent à la maturité de l'ovaire. Il faut remarquer en effet que le tube pollinique ne suit pas toujours un chemin absolument tracé dans le style en parcourant un canal toujours ouvert ; les observations faites par plusieurs auteurs notamment par Nawaschine (2), dans les cas de chalazogamie, montrent qu'il en est souvent autrement, en particulier chez les Bétulinées.

Quant aux « styles supplémentaires » que M. Tognini décrit comme ayant un cercle de faisceaux libéro-ligneux au centre qui n'existe pas dans les styles normaux, il semble, comme le fait remarquer M. Guéguen,

1. Guéguen, *op.*, déjà cité, p. 62.

2. Nawaschine, v. *Index bibliographique*.

quec et auteur s'est trompé dans ses observations. Jamais il ne m'a été donné de faire pareille remarque.

On peut dire que le tube pollinique ne se développe pas dans le tissu central des branches stigmatiques du *Castanea*, mais qu'il se développe entre ces organes puis, au centre du style unique, pour arriver finalement jusqu'à la cavité ovarienne.

Il n'y a donc pas analogie complète entre les appareils conducteurs du *Fagus* et ceux du *Castanea*.

Quercus Robur. — Le style du *Quercus* ne diffère pas sensiblement de celui du *Fagus* ; la section est elliptique et irrégulière. La seule différence est dans la lignification de l'épiderme ; de bonne heure, les petites cellules épidermiques s'imprègnent de lignine et le style unique très court, résultant de la soudure des trois branches stylaires, est lignifié sur toute sa longueur. On retrouve autour de la fente conductrice, identique à celle du *Fagus*, l'arc de sclérenchyme déjà constaté sur cette espèce ; autour des faisceaux libéro-ligneux, se remarquent également des cellules sclérifiées qui se différencient de bonne heure. Chaque branche stylaire est recouverte de papilles stigmatiques larges et aplaties. Les fentes conductrices de chacune de ces branches se poursuivent tout le long du style unique résultant de leur soudure incomplète (fig. 30 et 31, Pl. V). L'appareil conducteur comprend donc trois canaux correspondant à chaque branche stylaire et ne diffère pas de celui du *Fagus*.

Conclusions. — L'étude comparée des styles de *Corylées* et de *Fagacées* nous conduit aux conclusions suivantes : les styles des *Corylées* diffèrent de ceux des *Fagacées* par leur épiderme à cellules allongées radialement, par un appareil conducteur central résultant de la résorption de cellules situées exclusivement au centre du style, enfin par l'absence d'appareil vasculaire.

Le Noisetier et le Charme ont beaucoup de caractères communs ; seules, les cellules du parenchyme central, plus nombreuses chez le Charme, permettent de distinguer les styles de ces deux espèces.

Chez les *Fagacées*, l'analogie persiste entre le Hêtre et le Chêne. L'épiderme lignifié du style de cette espèce et le sclérenchyme vasculaire plus développé, permettent néanmoins de les différencier à cet égard.

Chez ces deux espèces, l'appareil conducteur est constitué par une fente allongée située à la partie inférieure de la feuille modifiée. Le *Castanea vulgaris*, bien que ne différant pas sensiblement des espèces précédentes, quant à la structure du style, s'en distingue par un parenchyme central à petites cellules polyédriques non conducteur ; la fissure étoilée résultant de la soudure incomplète des branches stigmatiques étant seule conductrice.

En étudiant les styles de *Cupulifères* il est impossible de douter de leur origine foliaire. La symétrie par rapport à un plan y est évidente ; chez les *Corylées* la section semi-circulaire avec parenchyme également diffé-

rencié de part et d'autre des deux épidermes montre que la feuille s'est incomplètement repliée tout en s'épaississant régulièrement ; chez les Fagacées, le reploie-ment est plus complet, et est suivi d'une invagination qui est précisément la fente conductrice ; les faisceaux libéro-ligneux attestent aussi par leur disposition l'origine foliaire du style.

CHAPITRE IV

LES OVULES : FÉCONDATION ET AVORTEMENT

Parmi les auteurs qui ont étudié l'embryologie des Cupulifères, il convient de citer tout d'abord Nawaschine (1). Dans sa publication qui a trait au *Corylus Avellana*, il donne, de l'ovule de cette espèce, une description complète et suit en même temps son développement jusqu'après la fécondation. M. Benson (2) a fait aussi sur quelques Cupulifères quelques études intéressantes.

Dans l'ovule arrivé à maturité, se trouvent plusieurs sacs embryonnaires présentant la constitution typique de ceux des Angiospermes. Jusqu'au moment de la fécondation, les deux ovules de cette espèce se développent normalement et parallèlement, puis une fois la fécondation opérée, l'un des deux prend une avance consi-

1. S. Nawaschine, *Zur Entwicklungsgeschichte der Chalazogamen Corylus Avellana*. Saint-Petersbourg 1899.

2. M. Benson, *loc. cit.*

dérable sur l'autre ; celui-ci ne constitue bientôt plus qu'un rudiment d'ovule qui se désorganise petit à petit. L'ovule A qui s'est ainsi développé, présente un embryon déjà visible au moment où il dépasse l'autre de quelques millimètres ; on assiste alors au début de la formation de l'embryon, et il est facile de suivre toutes les phases de la division cellulaire. D'où vient que cet ovule se développe normalement à l'exclusion de l'autre ? Sont-ils fécondés tous deux ou bien l'un d'eux, seul fécondé, détermine-t-il l'avortement de l'autre ?

Chez le *Corylus Avellana*, le tube pollinique n'arrive pas directement à l'ovule par le micropyle en suivant le chemin le plus court (porogamie), il passe par le placenta et le funicule et pénètre dans le nucelle par la chalaze. C'est à ce mode de pénétration particulière qu'on a donné le nom de chalazodie (1).

Examinons la disposition des ovules sur le placenta ; nous verrons ensuite quelle est leur constitution anatomique. Le *Corylus Avellana* possède un ovaire à deux loges et en définitive un ovule par carpelle ; ces ovules sont anatropes, présentent un seul tégument et un micropyle fermé.

Considérons le point d'attache du funicule au placenta ; en général l'un des ovules A (fig. 4) présente un point d'insertion situé un peu plus haut que l'autre B, en remontant vers la base des styles.

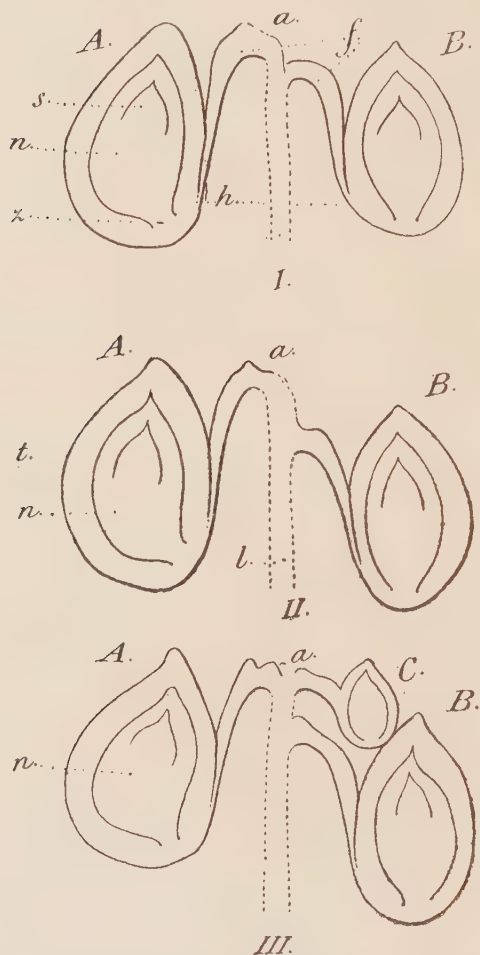
1. S. Nawaschine, *loc. cit.*

Des coupes en série, pratiquées perpendiculairement à l'axe placentaire et aux ovules, montrent que l'ovule A présente son micropyle situé à un niveau un peu plus élevé que celui de l'ovule B, le hile vrai se trouvant également surélevé, de telle sorte que la région chalazienne est située juste en face du hile ; les coupes pratiquées axialement permettent de se rendre compte de cette particularité. Dans l'autre ovule au contraire, (fig. 4, I et II), cette même région se trouve située un peu au-dessous du hile ; de cette disposition il résulte, que le tube pollinique suivra de préférence le chemin le plus court, passant d'abord en *a*, et venant déboucher du funicule en *h*. En fait, c'est l'ovule A qui se développe après la fécondation et qui présente la division caractéristique de l'oosphère consécutive à la fécondation.

Lorsque les ovules paraissent insérés au même point (il n'y a jamais opposition complète entre les deux points d'insertion), la disposition du hile par rapport à la chalaze reste la même.

Un troisième cas peut se produire : c'est celui de deux ovules dans un carpelle et d'un ovule dans l'autre (de deux ovules quelquefois). Dans ce cas la figure (4, III) montre que l'ovule fécondé qui doit se développer est l'ovule A dont le point d'insertion est plus relevé sur le placenta : c'est ce qui se produit en effet.

Assez souvent, un des deux ovules présente, avant la fécondation, un développement plus avancé que l'autre : c'est l'ovule A qui offre ses sacs embryonnaires nette-

Ovules de *Corylus Avellana*.

Différentes positions de l'ovule par rapport au funicule et au placenta.

Fig. 4. — I. Cas général. — II. L'ovule *B* est situé sur le placenta bien au-dessous de l'ovule *A*. — III. un ovule dans un carpelle, deux ovules dans l'autre. *A* et *B*, ovules; *a*, base des styles; *f*, funicule; *x*, chalaze; *t*, tégument; *h*, hile vrai; *s*, sacs embryonnaires; *l*, placenta; *n*, nucelle.

ment différenciés peu de temps avant l'autre ; mais ce cas n'est pas général ; on verra que, chez les Fagacées il en est autrement.

On sait que chez les *Corylus Avellana* et *Carpinus Betulus*, la pollinisation a lieu bien avant la maturité de l'ovaire ; on peut trouver en effet un ou plusieurs tubes polliniques dans le funicule avant que les ovules soient complètement différenciés ; on pourrait prétendre alors que la considération du tube pollinique arrivant le premier dans le sac embryonnaire pour féconder l'oosphère n'a plus sa raison d'être, étant donné le temps assez long qui sépare la pollinisation de la fécondation. Mais il faut considérer que le trajet du tube pollinique dans le nucelle est compliqué et dure fort longtemps ; d'autre part, il s'écoule un temps appréciable entre la fécondation de l'oosphère et la division du noyau de cette cellule (Nawaschine). Ces considérations expliquent pourquoi le tube pollinique arrivant le premier dans le funicule et dans la chalaze peut ne féconder l'oosphère que plusieurs semaines plus tard (Treub).

Le deuxième ovule peut-il être fécondé ? Oui, car aucun empêchement n'existe à la fécondation. S'il subit un arrêt de développement cela tient surtout à ce que la fécondation de l'ovule A détermine chez cet ovule, par suite d'un processus encore peu connu, une excitation qui fait que le premier ovule fécondé se développe physiologiquement aux dépens de l'autre.

On note parfois dans l'ovule B un commencement de

division de l'oosphère mais en général cette division ne se poursuit pas ; exceptionnellement néanmoins, l'ovule B peut s'accroître et poursuivre son développement parallèlement à l'ovule A ; c'est alors que la fécondation de cet ovule a suivi de près celle de l'ovule voisin.

Parmi les sacs embryonnaires lequel est généralement fécondé ? Chez le *Corylus Avellana*, celui qui se trouve situé du côté du micropyle se développe le plus souvent ; quelquefois c'est le plus inférieur qui se développe après la fécondation.

Dans le Charme qui présente une disposition des ovules analogue à celle du Noisetier, le sac embryonnaire le plus inférieur est souvent fécondé et comme l'oosphère occupe de par la situation même du sac une position excentrique par rapport à l'ovule, l'embryon qui en dérive n'est pas axial et le suspenseur s'insère sur le côté de la paroi nucellaire

Fagacées. — Les *Fagacées* présentent un ovaire à plusieurs loges au nombre de trois (*Fagus, Quercus*), de six (*Castanea*) Les ovules sont au nombre de deux par carpelle. Dans le *Castanea vulgaris*, de même que dans le *Fagus silvatica*, les ovules au moment de la maturité de l'ovaire, peu avant la fécondation, ne présentent pas un développement identique ; un ovule par loge est plus développé que l'ovule voisin ; cette différence est très nette si l'on fait quelques coupes en série, les unes transversales perpendiculairement au placenta, les autres longitudinales dans les ovules, pris deux à deux. En pre-

nant comme type le *Fagus silvatica*, désignons les ovules les plus développés avec sacs embryonnaires bien nets par A, B, C, en réservant la dénomination *a, b, c* aux autres. On aura, pour une loge par exemple, *aA*, pour une autre *bB* et pour un troisième *cC*.

Les ovules, dans chaque loge, s'insèrent à peu près au même point sur le placenta, mais en ce qui concerne les ovules A, B, C, il y a une insertion légèrement différente, les divers points d'insertion sont disposés suivant une petite ligne spiralee. Nous revenons alors au cas du *Corylus* et du *Carpinus*, car un des ovules A, B ou C, est légèrement inséré plus haut que les deux autres ; de plus son développement est souvent plus avancé. C'est l'ovule qui sera fécondé le premier en général ; ici, il faut remarquer que, le cas d'une fécondation d'un autre ovule de la même série A, B, C est plus commun que dans les *Corylus* ou *Carpinus*. Il n'est pas rare en effet, de trouver des fruits à deux graines ; quelquefois l'ovule A et l'ovule B se développent parallèlement jusqu'à la maturité, d'autres fois, l'un d'eux présentant les premiers stades de la division de l'oosphère cesse de croître après avoir suivi le développement de l'autre pendant un certain temps.

Quoiqu'il en soit il est à remarquer que la série *a, b, c* ne donne pas d'ovules développés normalement. Ici l'intervalle qui sépare la pollinisation de la fécondation est beaucoup plus réduit que chez les *Corylées*.

La fécondation détermine, comme chez les *Corylées*, une excitation qui provoque le développement de l'o-

vule aux dépens des ovules voisins, fécondés ou non.

Conclusion. — En résumé, on peut dire que la fécondation peut s'opérer indistinctement dans tous les ovules des Cupulifères. Une disposition particulière de l'ovule par rapport au funicule et une différenciation plus précoce des sacs embryonnaires permettent au tube pollinique de féconder l'oosphère dans le minimum de temps. L'ovule, fécondé le premier, se développe normalement aux dépens des autres fécondés ou non, par suite d'une excitation consécutive à la fécondation.

CHAPITRE V

L'EMBRYON

Avant de commencer l'étude de l'embryon, je vais donner ici un aperçu du procédé que j'ai employé pour en faire l'étude anatomique.

Toutes les coupes ont été faites au microtome, donnant des séries complètes de coupes successives ; il est souvent utile d'étudier les coupes en séries et de les examiner sous la plus petite épaisseur possible. Le principal avantage du procédé que je vais décrire c'est de pouvoir examiner sur la même lame de verre toutes les coupes traitées au préalable par les réactifs convenables.

La lame de verre est recouverte d'une très petite quantité d'albumine glycinée (il suffit de passer le doigt à peine humecté et de frotter jusqu'à ce que la lame soit sèche) ; on ajoute ensuite de l'eau distillée en excès ; puis on dispose la série des préparations incluses sur la lame ainsi préparée. On chauffe ensuite à la platine à une température légèrement inférieure au point de fusion de la paraffine, puis beaucoup plus longtemps, de une demi-heure à trois quarts d'heure, à une température légèrement supérieure au point de fusion.

On porte ensuite la lame, mise dans une boîte en verre, à l'étuve et on l'y laisse de un à deux jours ; ici encore il importe de dépasser légèrement la température à laquelle fond la paraffine employée.

L'ordre des traitements que l'on fait subir à la série ainsi préparée est le suivant :

1. xylol ; 2. alcool absolu ; 3. alcool 80° ; 4. alcool 70° ; 5. eau distillée.

On laisse les préparations cinq minutes environ dans chaque bain. Sur la lame à plat sortant de l'eau distillée, on verse ensuite avec le compte-goutte, de l'hypochlorite de soude étendu d'un tiers d'eau (dix, quinze minutes) puis de l'hypochlorite pur (deux minutes). Le traitement complet à l'hypochlorite ne peut dépasser deux heures ; en général, quinze à vingt minutes suffisent. Si la série a été bien collée suivant les indications ci-dessus, aucune coupe ne doit se détacher de la lame. On continue ensuite à traiter les coupes suivant le procédé habituel, en les faisant passer successivement dans les bains suivants :

Potasse ; eau acétique forte ; eau acétique faible ; eau distillée ; alcool ; colorant.

Pour toutes ces manipulations dont la durée pour chaque bain ne doit pas dépasser un quart d'heure, il importe de placer de champ la lame dans les différents bains.

On colle au baume de Canada, comme à l'ordinaire, et on a sur une seule lame toutes les coupes de la série qui doivent être au complet si l'opération a été bien conduite.

DÉVELOPPEMENT DE L'EMBRYON

Le développement de l'embryon se fait chez les différentes espèces d'une façon presque analogue. On envisagera successivement les *Corylées* et les *Fagacées* en prenant comme type dans chaque groupe, d'une part le *Carpinus Betulus*, d'autre part le *Quercus Robur*.

Corylées. — Si l'on fait une coupe longitudinale axiale d'un ovule de Charme, quelque temps après la fécondation, on remarque un embryon quelquefois axial, quelquefois légèrement rejeté sur le côté du nucelle. Il est constitué par une masse sphérique comprenant de grosses cellules en voie de division et contenant un protoplasma abondant, avec noyaux riches en nucléoles. Cet embryon est relié au sommet du nucelle par quelques cellules allongées dans le sens axial et en continuation directe avec lui ; ces cellules constituent le suspenseur, très réduit, dont l'épiderme se continue avec celui de l'embryon ; c'est en effet l'épiderme qui se différencie le premier ; le suspenseur ne persiste pas longtemps ; au moment où les cotylédons commencent à se différencier, ses cellules disparaissent et l'embryon reste libre dans le nucelle.

Le parenchyme de l'embryon reste homogène quelque temps après la fécondation ; l'assise épidermique seule se différencie : elle est constituée par des cellules

régulièrement polyédriques, légèrement allongées tangentiellement ; seule, la forme de l'embryon varie ; de sphérique, sa masse devient ovoïde, puis, par croissance intercalaire et basifuge ; il différencie à son extrémité, deux renflements qui sont les deux rudiments des cotylédons.

Leur épiderme est en continuité directe avec celui de l'axe hypocotylé et les deux branches laissent entre elles un espace réservé à la future gemmule. Tout le reste du nucelle est occupé par des cellules polyédriques à gros noyaux en voie de division. Ce sont les cellules de l'albumen transitoire qui sera digéré par les cotylédons au fur et à mesure de leur développement.

Une coupe, pratiquée parallèlement aux jeunes cotylédons, à un stade plus avancé, permet de se rendre compte de la différenciation précoce des cordons procambiens, futures nervures des cotylédons. La formation de ces cordons procambiens est la suivante : des cellules se groupent sur les bords du parenchyme cotylédonaire confinant à la zone sous-épidermique, elles s'allongent en files obliques ou transversales. Ce n'est que plus tard que les cordons s'orientent d'une façon définitive de manière à constituer les nervures caractéristiques de la feuille cotylédonaire.

L'extrémité de ces cordons se raccorde avec le parenchyme polyédrique du cotylédon par des cellules intermédiaires non allongées. L'ensemble de ces cordons procambiens est d'un aspect foncé, qui résulte de

l'épaississement de leurs parois et du tassement de leurs cellules dans une même direction.

Au fur et à mesure de leur différenciation, les noyaux se rapprochent des parois et, petit à petit, finissent par disparaître ; c'est sur l'emplacement de ces cordons procambiens que se différencieront les vaisseaux du bois et du liber.

On verra par la suite que, dans les cotylédons, la marche de la différenciation des éléments vasculaires se poursuit plus rapidement que dans le reste de l'embryon. Le parenchyme cotylédonaire est formé de grandes cellules polyédriques avec un épiderme interne différent de l'épiderme externe. Les cellules de cet épiderme interne sont allongées tangentiellement, elles sont d'ailleurs de plus grandes dimensions que celles de l'épiderme opposé. Les faisceaux libéro-ligneux non encore différenciés en bois et en liber sont répartis dans ce parenchyme suivant la disposition qu'ils auront dans la feuille (1).

Dans la graine mûre, leur orientation est définitive, mais leur différenciation n'est pas encore établie. Quelques tubes criblés apparaissent seulement çà et là ; quant aux futurs vaisseaux ligneux, ils ne sont encore qu'ébauchés, et leurs parois cellulaires prend à peine les teintes des réactifs caractéristiques du bois ; quant à la

1. Godfrin, *Recherches sur l'anatomie comparée des cotylédons et de l'albumen*, Ann. sc. nat. Bot., 6^e série, 1884-85, p. 5.

forme des vaisseaux, elle n'est pas non plus caractéristique.

On verra plus loin que chez les Fagacées, la différenciation des éléments vasculaires est bien plus précoce.

Une coupe transversale pratiquée dans l'axe hypocotylé de la graine mûre, permet de distinguer les trois zones caractéristiques : un épiderme, un parenchyme cortical et un parenchyme central. Ce parenchyme central est formé de cellules polyédriques limitées par un anneau de cellules plus petites qui est l'anneau procambien sur l'emplacement duquel se différencieront les faisceaux libériens et ligneux. Les cellules du parenchyme cortical sont disposées tangentiellement et radialement ; les unes sont régulièrement polyédriques, les autres à parois arrondis et légèrement épaissies.

Quant à l'épiderme, ses cellules présentent en général un allongement radial prédominant.

Fagacées. — Le développement de l'embryon est à peu près identique chez les *Fagacées* et chez les *Corylées* jusqu'au moment où la graine approche de la maturité. L'embryon de *Quercus Robur* notamment présente une masse homogène au début, formée de cellules à gros noyaux en voie de division active. Comme chez le *Carpinus*, l'épiderme se différencie de bonne heure. Le suspenseur, rudimentaire comme celui du Charme, persiste plus longtemps que ceux du *Fagus* et du *Castanea* ; on en voit encore les traces quelques semaines avant la maturité de la graine.

Au fur et à mesure que les cotylédons se développent, les cordons procambiens commencent à se différencier, et les cotylédons n'ont pas encore atteint le tiers de leurs dimensions définitives que déjà on distingue les futures nervures foliaires. Elles apparaissent ici, comme chez le Châtaignier de très bonne heure, plus tardivement chez le *Fagus*.

Environ six semaines avant la maturité de la graine, on trouve une structure de l'embryon identique à celle du Charme, mais à partir de ce stade du développement de la graine, on va noter une différence très importante qui consiste dans l'apparition prématurée du liber et du bois. Les embryons des *Corylées* ne présentent point de vaisseaux nettement différenciés avant la germination : ceux des *Fagacées* (le *Fagus* excepté) montrent une différenciation précoce des éléments vasculaires avant la germination.

Avant d'étudier l'embryon dans la graine mûre, on en commencera l'étude un mois avant la maturité ; il sera plus facile alors de suivre le développement comparé des cotylédons, de la tigelle et de la radicule dans l'espèce choisie : *Quercus Robur*.

A. *Un mois avant la maturité.* — Les cotylédons sont constitués par un parenchyme formé de cellules arrondies au centre, polyédriques et à méats dans la région sous-épidermique.

Les faisceaux libéro-ligneux non encore complètement différenciés présentent un parenchyme constitué

par de petites cellules cloisonnées dans tous les sens : les unes sont polyédriques, d'autres tabulaires, d'autres allongés et obliques. Une coupe transversale pratiquée quelques jours plus tard permet de suivre la formation des vaisseaux. Le premier vaisseau annelé apparaît au centre de ce cordon procambien (fig. 5), puis d'autres se différencient en direction latérale et dans le sens centripète vers le côté supérieur du cotylédon.

En même temps, le liber apparaît *nettement superposé* aux vaisseaux ligneux. Les tubes criblés sont peu nom-

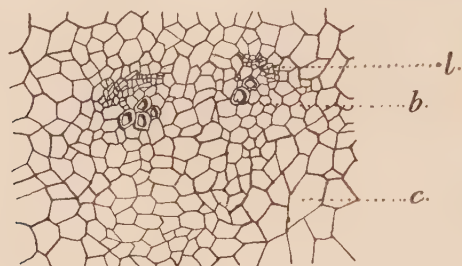


Fig. 5. — Coupe transversale d'une portion de cotylédon de *Quercus Robur*.

b, bois ; *l*, liber superposé au bois *b* ; *c*, parenchyme cotylédonaire (un mois avant la maturité de la graine).

breux, on en remarque quelques-uns dans la région inférieure et moyenne des cotylédons ; les cellules qui constituent le liber, sont petites, aplaties, à contours parfois sinueux, plus rarement polyédriques (fig. 5).

En dehors de cette formation du tissu vasculaire sur l'emplacement même des éléments procambiens, il en est une autre, indépendante de ces éléments. Lorsqu'on

suit sur plusieurs coupes en séries le développement des faisceaux, on peut faire les constatations suivantes. Dans le parenchyme cotylédonaire, un groupe de cellules quelconques se divisent, et donnent directement des vaisseaux ligneux et libériens, les premiers existant assez souvent seuls.

Les coupes pratiquées à différents niveaux sur la moitié d'un cotylédon de *Quercus* ont montré l'existence de douze à quinze zones ainsi différenciées en faisceaux libéro-ligneux ou simplement ligneux.

Sur l'emplacement du tissu procambien primitif, liber et le bois apparaissent simultanément : dans ces faisceaux supplémentaires, le bois apparaît d'abord et le liber ensuite quand il existe.

Quel est le rôle de ces faisceaux supplémentaires ? Il est probable qu'il faut voir dans leur différenciation une cause purement physiologique. Le Chêne présente en effet une graine exalbuminée avec des cotylédons volumineux contenant des quantités considérables de réserves amylacées. Or, ces réserves subissent déjà, même avant la germination, un commencement de digestion. Les faisceaux normaux étant insuffisants pour assurer le transport des matières nutritives issues de la digestion vers l'axe hypocotylé il s'en forme d'autres, d'après le processus indiqué. Il est évident que la différenciation hâtive de l'embryon et la présence de nombreux cribles dans la tigelle donnent raison à cette hypothèse. D'ailleurs, ces faisceaux anormaux sont transitoires et sur

plusieurs coupes faites à un stade du développement plus avancé, on note leur disparition sur place.

L'axe hypocotylé étudié au même stade de développement que le cotylédon, présente nettement les trois régions caractéristiques : parenchyme cortical, anneau procambien, moelle. L'épiderme est formé de cellules régulièrement polyédriques, un peu allongées, radialement, puis vient un parenchyme formé de cellules polyédriques avec méats, sphériques dans les parties sous-jacentes. L'anneau procambien n'est pas continu ; il est fragmenté en autant d'îlots qu'il y aura de faisceaux à la maturité de la graine. Ces îlots comprennent un parenchyme serré analogue à celui des faisceaux procambiens des cotylédons, entre eux se trouvent du conjonctif avec cellules à dimensions moins réduites.

Enfin la moelle est constituée par des cellules sphériques avec méats.

Dans l'anneau procambien se différencient déjà du côté externe des îlots, des tubes criblés nettement mis en évidence après traitement à la potasse. La radicule se distingue de suite de la tigelle par l'absence d'épiderme. Les cellules qui la limitent sont allongées tangentielllement : quant aux autres régions, elles correspondent à la tigelle, bien qu'étant plus réduites. L'anneau procambien est interrompu également en certains points et remplacé par du conjonctif plus serré que celui de la tigelle : c'est sur cet emplacement que se différencieront plus tard les vaisseaux du bois.

B. *Graine mûre*. — Dans les cotylédons, (fig. 6, I et II) le faisceau libéro-ligneux est complètement formé et l'assise génératrice est déjà différenciée, les vaisseaux annelés et spiralés sont disposés en files radiales avec du liber qui leur est directement superposé ; cette disposition est particulièrement typique dans le pétiole cotylédonaire (fig. 6). Quant à l'assise génératrice, elle se forme selon le processus habituel, le cloisonnement tangentiel des cellules se fait d'abord dans la zone comprise entre le bois et le liber déjà formé, mais reste limité à cette région.

L'axe hypocotylé présente maintenant des vaisseaux nettement différenciés. Le premier vaisseau ligneux qui apparaît se forme entre les îlots procambiens, en alternance avec les tubes criblés préexistants ; peu à peu ils s'en forme d'autres et l'ensemble se présente sous la forme de petits paquets formés de cellules petites à parois très épaisses, fortement colorés par les réactifs de la lignine. Un peu après, il se forme d'autre bois, celui-ci en structure superposée latéralement, les cellules qui le constituent sont plus grandes et leurs parois moins épaissies (fig. 6, III et IV).

L'axe hypocotylé présente donc à un moment donné, et pendant un temps très court, une structure alterne simple, puis une structure double comprenant du bois alterne en direction radiale et des vaisseaux ligneux formés sur l'emplacement du tissu procambien et superposés latéralement au liber (fig. 6, IV). Ces vaisseaux

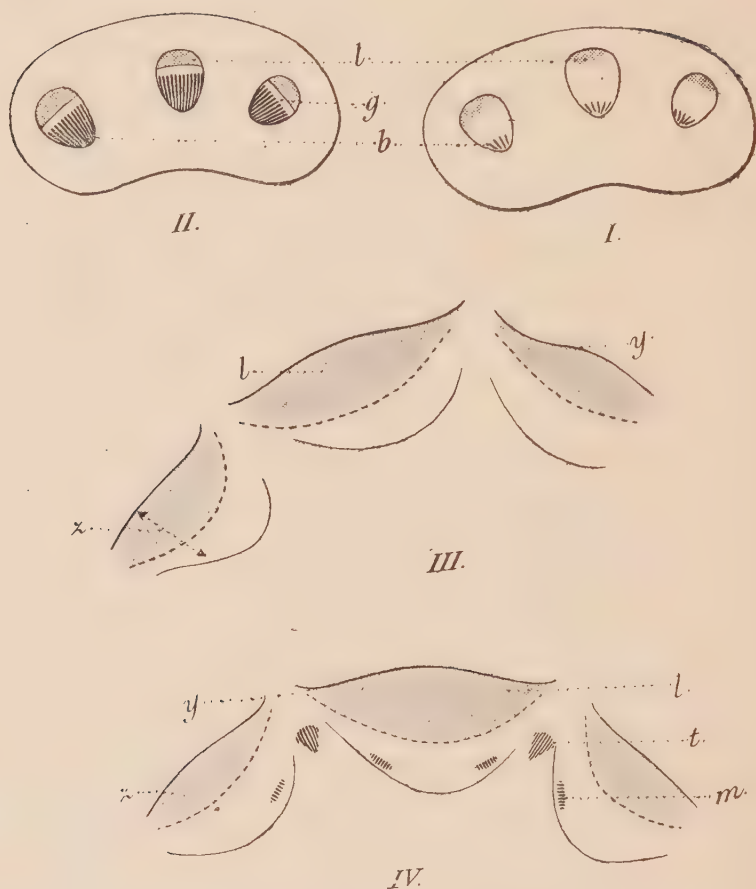


Fig. 6. — I et II. Pétiole cotylédonaire de l'embryon de *Quercus Robur*.
 Coupe schématique : I. (Avant la maturité de la graine) ; II. (A la maturité de la graine). Le faisceau libéro-ligneux est représenté avec le liber *l* et bois *b*, complètement différenciés et avec assise génératrice *g* en II. — III et IV. Axe hypocotylé. Coupe schématique au tiers supérieur : III. (Avant la maturité de la graine) ; IV. (A la maturité de la graine) ; *y*, péricycle ; *l*, liber (tubes criblés) ; *z*, tissu procambien ; *t*, protoxylème en régression au 5^e jour de la germination) ; *m*, métaxylème.

superposés au liber, se différencient d'abord latéralement, puis dans le sens centripète. Localement, en face des faisceaux libéro-ligneux qui commencent à se dessiner, on remarque la formation du métaxylème : c'est le point de départ de la formation du bois en direction nettement centripète.

Une coupe transversale pratiquée dans la partie moyenne de la radicule montre quelques tubes criblés, situés à la partie externe du tissu procambien ; ces tubes criblés, encore nombreux dans la partie intermédiaire comprise entre la tigelle et la radicule, diminuent au fur et à mesure qu'on se rapproche de l'extrémité de la radicule ; dans cette région intermédiaire, on note l'apparition de quelques vaisseaux du bois peu nombreux, disposés en alternance avec le liber. Quant à la radicule, elle ne présente pas encore d'éléments ligneux différenciés.

On voit déjà que, bien avant la germination, le développement de l'embryon est nettement accusé ; ce fait a déjà été constaté pour quelques espèces (1).

Castanea vulgaris. — La structure de l'embryon de Châtaignier est la même que celle du Chêne, en le considérant aux mêmes stades que ceux qui viennent d'être décrits. On assiste pareillement au développement accéléré du cotylédon bien avant la maturité de la graine ; les faisceaux libéro-ligneux se différencient de la même

1. G. Chauveaud : Sur le passage de la structure primaire à la structure secondaire dans le Haricot. Voir *Index bibliographique*.

façon dans les cotylédons ; on constate ici un nombre plus restreint des faisceaux supplémentaires, signalés à propos du Chêne ; leur structure est identique ainsi que leur mode de formation. Quant à la disposition primitive du bois par rapport au liber, elle est toujours la même : il y a superposition des éléments vasculaires sans aucune alternance.

Dans l'axe hypocotylé, on remarque comme dans celui du Chêne une différenciation première des tubes criblés, puis une structure alterne combinée à une structure superposée latérale. Au même stade de développement, les cotylédons présentent leurs faisceaux libéro-ligneux nettement différenciés, avec commencement de différenciation de l'assise génératrice (fig. 6, I et II). Par contre, la radicule, dont le développement est toujours tardif ne contient que quelques tubes criblés sans aucun vaisseau ligneux.

L'analogie est donc très grande entre ces deux espèces : elle se poursuit d'ailleurs au cours de la germination.

Les caractères principaux résumés de cette étude sur l'embryon des *Corylées* et des *Fagacées* sont les suivants : l'embryon se développe d'une façon analogue dans les deux groupes depuis la fécondation de l'ovule jusqu'au moment où les cotylédons sont complètement formés (un mois avant la maturité, environ). Il est pourvu d'un suspenseur très réduit qui reste rudimentaire et disparaît bientôt (excepté chez le Chêne). La

résorption de l'albumen a lieu de fort bonne heure et les cotylédons épais et à réserves nombreuses, *Quercus*, *Castanea*, moins épais et moins développés (*Corylées* et *Fagus*) se différencient toujours en premier.

Chez les *Corylées* et chez les *Fagus* l'embryon ne présente aucune formation de vaisseaux ligneux jusqu'à la maturité. Seul le *Fagus silvatica* présente quelques cribles dans la tigelle.

Le *Quercus Robur* et le *Castanea vulgaris*, accusent au contraire une différenciation précoce de leurs éléments vasculaires. Ils présentent même des vaisseaux supplémentaires dans les cotylédons qui disparaissent sur place à la germination.

On assiste donc à une accélération très marquée dans la différenciation des éléments vasculaires, cette accélération étant toujours nettement basifuge, dans les cotylédons.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Les recherches précédentes sur les fleurs, les fruits et l'embryon des Cupulifères permettent d'établir les caractères particuliers des espèces décrites en même temps que ceux des groupes auxquels elles appartiennent.

L'étude comparée de la bractée, de l'écaille de bourgeon et de la cupule montre quelles sont les modifications successives qui se sont produites dans la feuille au fur et à mesure de sa différenciation en organe de protection et de soutien. Chez une même espèce, on note, au cours de cette différenciation, un accroissement prédominant de la bractée du côté de sa face interne; la formation de sclérenchyme périvasculaire, d'abord restreint (bractée) développé en arc autour des faisceaux (écaille des bourgeons) formant ensuite un anneau complet (cupule).

Dans le Charme comme dans le Noisetier, il y a une zone de localisation de cristaux d'oxalate de chaux sous l'épiderme et à des profondeurs différentes selon les

espèces. Chez les Fagacées, cette zone se trouve localisée entre les vaisseaux et non plus sous l'épiderme.

La cupule de *Fagus silvatica*, de même que celle de *Castanea vulgaris*, est constituée par la soudure, bord à bord, des quatre bractées des fleurs secondaires auxquelles viennent se souder huit stipules ou bractéoles alternant entre elles et opposées aux bractées de cette fleur. Dans la cupule de *Fagus*, on assiste au dédoublement du faisceau le plus interne.

L'origine foliaire de la cupule n'est donc pas douteuse.

Par leur parenchyme cellulosique, dans lequel sont disséminés des îlots de sclérenchyme, le *Castanea* et le *Quercus* se distinguent du *Fagus* dont le parenchyme est totalement sclérifié. Il existe pour chacun des organes étudiés et pour chaque espèce considérée des caractères spécifiques très nets.

Le développement de l'anthère se poursuit d'une façon identique chez les deux groupes. Dans toutes les espèces étudiées, la division de l'assise sous-épidermique donne quatre assises dont une seulement, l'assise mécanique, persiste à la maturité. Celle-ci présente des caractères communs à toutes les espèces : bandelettes cellulosiques disposées perpendiculairement aux parois et dans le sens tangentiel ; l'épiderme, lorsqu'il est lignifié (*Corylus*, *Castanea*) influe sur la déhiscence qui devient inverse. Lorsque l'épiderme reste cellulosique, la déhiscence a lieu sur place par simple écartement des deux valves primitivement en contact (*Carpinus*, *Castanea*, *Fagus*).

Il n'y a pas ici de caractère différentiel des deux groupes, mais cette distinction devient évidente quand on étudie les styles.

Les styles des Corylées présentent les caractères suivants :-

Absence de système vasculaire, parenchyme cellulosique avec méats, épiderme avec cellules allongées radialement au travers desquelles peut se développer le tube pollinique, cellules pouvant se résorber de façon à donner un canal central (tissu conducteur). Le style des Fagacées présente un système vasculaire bien différencié, un arc de sclérenchyme périvasculaire, un tissu conducteur situé à la partie inférieure de chaque branche stylaire. Chez le *Castanea*, les différentes branches stigmatiques incomplètement soudées, déterminent plusieurs fissures conductrices ; il n'y a pas ici correspondance de ces fissures conductrices du style central avec celles des branches stylaires comme cela a lieu chez le *Fagus* et le *Quercus*.

Les observations faites sur les ovules de Cupulifères ont montré que deux causes principales favorisent la fécondation ; c'est, d'une part, le mode d'attache de l'ovule et, d'autre part, sa maturité plus ou moins avancée.

On remarque, chez les Corylées, que les ovules ne s'insèrent pas, en général, sur le placenta en deux points rigoureusement opposés : l'un A, présent eun point d'insertion plus rapproché de la base des styles que celui de

l'ovule B appartenant à l'autre carpelle. De plus, cet ovule A présente son hile presque opposé à la chalaze alors que le hile vrai de l'ovule B se trouve un peu plus haut par rapport à sa chalaze.

Il est à remarquer que cet ovule A présente une maturité plus précoce que l'ovule opposé, il se trouve alors fécondé le premier par le tube pollinique qui suivra de préférence le chemin le plus court pour arriver jusqu'au nucelle (chalazogamie). La fécondation déterminant une excitation du développement, aura pour conséquence l'avortement de l'ovule B fécondé ou non.

Les ovules de Fagacées pris deux à deux (un dans chaque carpelle) présentent la même disposition que ceux de *Corylus*. Ce sera l'un des ovules dont le point d'insertion se trouve le plus rapproché de la base des styles, qui sera fécondé le premier.

On voit donc que, d'une façon générale, l'ovule fécondé et se développant à l'exclusion des autres est celui qui présente une maturité précoce, jointe à une disposition telle de son point d'insertion que le tube pollinique mette le minimum de temps à le féconder.

Le développement de l'embryon se poursuit chez les Corylées et chez les Fagacées d'une façon identique ; le suspenseur toujours réduit à quelques cellules, disparaît en général quelques semaines après la fécondation (le *Quercus* excepté). Les embryons des *Corylées* ne sont pas toujours axiaux. Lorsque l'embryon est excentrique par rapport au nucelle, cela tient à ce que

la fécondation a porté sur un sac embryonnaire inférieur dont l'oosphère occupe elle-même une position excentrique (Charme).

L'étude anatomique de l'embryon montre que le système vasculaire ne se différencie pas avant la germination chez le *Corylus*, le *Carpinus* et le *Fagus*. Il n'en est pas de même chez le *Quercus* et le *Castanea*. Un mois avant la maturité, les cotylédons de ces espèces présentent une différenciation très nette de leurs éléments vasculaires, le liber et le bois sont en structure superposée dans le cotylédon et dans le pétiole cotylédonaire. Indépendamment de ces vaisseaux formés sur l'emplacement du tissu procambien il en est d'autres qui se différencient entre les cellules du parenchyme cotylédonaire ; ils sont transitoires et disparaissent par régression du cinquième au dixième jour de la germination. Leur formation paraît être une conséquence des phénomènes de digestion qui se produisent dans les cotylédons bien avant la maturité.

L'axe hypocotylé présente des tubes criblés qui apparaissent en premier lieu, puis du bois en structure alterne (protoxylème) et enfin du métaxylème en structure superposée et oblique par rapport au liber néoformé. Le protoxylème disparaît quelques jours après la germination.

Les embryons du *Castanea vulgaris* et du *Quercus Robur* présentent une différenciation précoce de leurs éléments vasculaires ; leur développement est basifuge dans les cotylédons.

Les considérations qui précèdent sur l'anatomie des

Cupulifères, nous permettent de caractériser anatomiquement les groupes établis : Corylées et Fagacées.

Le premier groupe est très homogène, les *Corylus Avellana* et *Carpinus Betulus* présentent entre eux des rapports très étroits, beaucoup plus que ceux qui réunissent les Fagacées entre elles.

Dans ce deuxième groupe le *Fagus silvatica* présente des caractères très marqués.

Le *Quercus Robur* et le *Castanea vulgaris* ont entre eux une bien plus grande analogie.

BIBLIOGRAPHIE

- BAILLON. — Hist. des plantes, VI, 227 (1878).
- M. BENSON. — Contributions to the embryology of the Aménifères. Part. I. *The transactions of the Linnean Society of London*, vol. III, part. X, febr. 1894.
- G. BONNIER et LECLERC DU SABLON. — Cours de Botanique, p. 1027.
- A. DE CANDOLLE. — Prodrômus, XVI, sect. II, 1864.
- C. DE CANDOLLE. — 1° Sur les bractées florifères, *Bulletin de l'Herbier Boissier*, VI, n° 3, pp. 124-125.
— 2° Anatomie comparée des feuilles, *Mémoire Sc. phys. et Hist. nat. de Genève*, 1879, p. 443.
- G. CHAUVEAUD. — Sur le passage de la structure primaire à la structure secondaire dans le Haricot, *Extrait du Bulletin du Muséum d'Hist. nat.*, 1904, n° 1, p. 23.
- DÖLL. — Zur Erklärung der Laubknospen der Amentaceen, p. 22 (1848).
- EICHLER. — Blüthendiagramme, VII, pp. 20-31 (1878).
- GUÉGUEN. — Anatomie comparée du tissu conducteur du style et du stigmate des Phanérogames, *Ann. sc. nat, Bot.*, pp. 62 Paris, à 64, 1887.
- GODFRIN. — Recherches sur l'anatomie comparée des cotylédons et de l'albumen, *Annales sc, nat., Bot.*, 1884-85, p. 5. pp. 97 et 129.
- LECLERC DU SABLON. — Recherches sur la structure et la

- déhiscence des anthères, *Ann. des sc. nat., Bot.*, série 7, pp. 97 à 134.
- LOTHELIER. — Recherches anatomiques sur les épines et les aiguillons des plantes, *Rev. gén. de Bot.*, T. 5, 1893.
- S. NAWASCHINE. — 1° Zur Embryobildung der Birke. *Bull. Acad. imp. des Sc. Saint-Petersbourg*, t. XIII, 1893.
- 2° Kurzer Bericht meiner fortgesetzten Studien über die Embryologie der Betulinen, *id.*, 1894.
- 3° Zur Entwicklungsgeschichte der Chalazogamen *Corylus Avellana*, *id.*, 1899.
- PAYER. — *Fam. nat.* 164.
- PRANTL. — Pflanzenfamilien, III Teil, 1894, pp. 38 et 47.
- SCHACHT. — Beitr. 1-36. T. S; Der Baum, t. 3.
- SOLEREDER. — Systematische Anatomie, p. 893, Stuttgart, 1899.
- TOGNINI. — Ricerche di morfologica ed anatomia sul fiore femminile e sul frutto del Castagno. *Atti del R. Inst. dell' Univ. di Pavia*, 1892.
- VAN TIEGHEM. — *Traité de Botanique*, p. 1419.

EXPLICATION DES PLANCHES

Planche I.

De 4 à 3. — *Corylus Avellana* : Coupes transversales schématiques.

Fig. 4. — Bractée : *e*, épiderme ; *c*, collenchyme ; *f*, faisceau libéro-ligneux ; *b*, bois ; *l*, liber ; *a*, assise palissadique.

Fig. 1-2. — Poils : *t*, poil protecteur ; *r*, poil sécréteur.

Fig. 2. — Ecaille de bourgeon : *s*, sclérenchyme.

Fig. 3. — Cupule : Mêmes lettres, mêmes désignations.

De 4 à 5. — *Quercus Robur* : Coupes transversales schématiques.

Fig. 4. — Ecaille de bourgeon.

Fig. 5. — Cupule : *fs*, fibres de sclérenchyme ; *pc*, parenchyme cellulosique.

De 6 à 7. — *Castanea vulgaris*.

Fig. 6. — Bractée.

Fig. 7. — Ecaille de bourgeon : mêmes lettres que plus haut.

Planche II.

Fig. 8. — Cupule de *Castanea vulgaris* (schéma)

Mêmes lettres que pour *Quercus*.

De 9 à 11. — *Fagus silvatica*.

Fig. 9. — Bractée.

Fig. 10. — Ecaille de bourgeon.

Fig. 11. — Cupule : *ps*, parenchyme sclérifié.

Fig. 12. — Jeune sac pollinique de *Castanea vulgaris*. Division de l'assise sous-épidermique : *e*, épiderme ; *cs*, cellule sous-épidermique en voie de division ; *ps*, parenchyme sous-épidermique.

Planche III.

De 13 à 17. — Anthère de *Corylus Avellana*.

Fig. 13. — Coupe transversale d'une anthère non mûre : *e*, épiderme ; *ap*, assises sous-épidermiques ; *ar*, cellules de l'assise nourricière réduites à un cordon granuleux ; *l*, loge ; *f*, faisceau libéro-ligneux.

Fig. 14. — Coupe transversale de l'anthère au voisinage de la ligne de déhiscence : *c*, cordon cellulosique entourant l'épiderme ; *p*, parenchyme interloculaire.

Fig. 15. — Les deux valves commencent à s'infléchir en dedans.

Fig. 16. — Les deux valves *a* et *b* relèvent leurs extrémités ; *c*, cordon cellulosique.

Fig. 17. — Deux des cellules de l'assise sous-épidermique : I. avant la contraction ; II. après ; *l* face supérieure lignifiée.

De 18 à 21. — Anthère de *Castanea vulgaris*.

Fig. 18. — Coupe transversale au niveau de la ligne de déhiscence : *eg*, épiderme lignifié ; *ap*, assise sous-épidermique ; *p*, parenchyme interloculaire.

Planche IV.

Fig. 19. — Coupe transversale d'une portion de l'anthère à un plus fort grossissement : *eg*, épiderme lignifié ; *ls*, épaisissements lignifiés du contenu cellulaire épidermique ; *bc*, bandes cellulosiques de l'assise sous-épidermique.

Fig. 20. — Commencement de déhiscence. Les cellules du parenchyme interloculaire disparaissent.

Fig. 21. — Déhiscence introrse. Les deux valves s'incurvent en dedans.

De 22 à 24. — Anthère de *Carpinus Betulus*.

Fig. 22. — Coupe au voisinage de la ligne de déhiscence : *e*, épiderme cellulosique ; *ap*, assise sous-épidermique avec bâtonnets cellulosiques.

Fig. 23. — Même coupe dans la même région avant la déhiscence.

Fig. 24. — Déhiscence sur place. Les valves *a* et *b* s'écartent l'une de l'autre.

Fig. 24-I. — Une cellule de l'assise sous-épidermique avant la contraction. II. — Après : *c*, face supérieure cellulosique.

Planche V.

Fig. 25. — Style de *Corylus Avellana* : *eg*, épiderme lignifié ; *cd*, cellules conductrices ; *m*, méats.

De 26 à 29. — Style de *Carpinus Betulus*.

Fig. 26. — Coupe transversale du style : *e*, épiderme ; *p*, parenchyme cellulosique ; *cd*, cellules conductrices.

Fig. 27. — Papilles stigmatiques avec cire *c*.

Fig. 28 et 29. — Cellules conductrices en coupe longitudinale et transversale.

Fig. 29. — Les cellules résorbent leurs parois.

De 30 à 31. — Style de *Quercus Robur*.

Fig. 30. — Coupe transversale schématique du style central.

Fig. 31. — Coupe transversale d'une partie du style central : *eg*, épiderme lignifié ; *fb*, faisceau libéro-ligneux ; *f*, faisceau libéro-ligneux ; *s*, sclérenchyme ; *cd*, canal conducteur.

Planche VI.

De 32 à 33. — Style de *Fagus silvatica*.

Fig. 32. — Schéma. Coupe transversale.

Fig. 33. — Coupe transversale d'une portion du style central. Mêmes lettres, mêmes désignations.

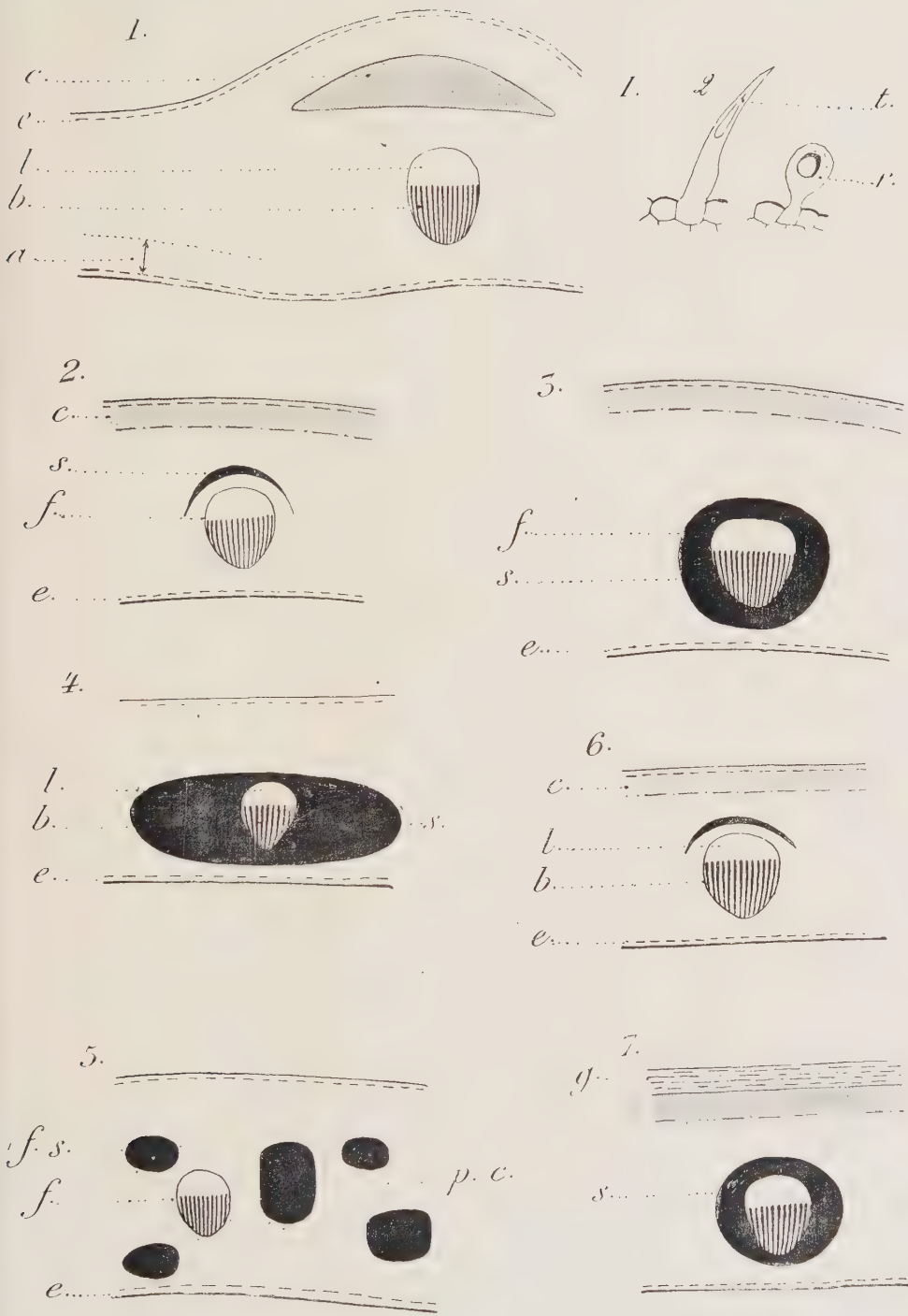
De 34 à 36. — Style de *Castanea vulgaris*.

Fig. 34. — Schéma. Coupe transversale d'une branche stigmatique.

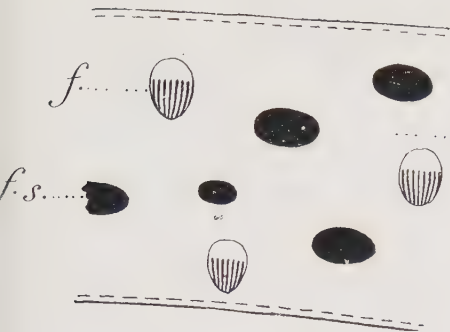
Fig. 35. — Les trois branches stigmatiques sont réunies pour former la moitié du style : *p*, parenchyme central ; *f*, faisceau libéro-ligneux ; *fc*, fente conductrice ; *s*, sclérenchyme.

Fig. 36. — Coupe transversale d'une portion du style central.

Mêmes lettres, mêmes désignations.



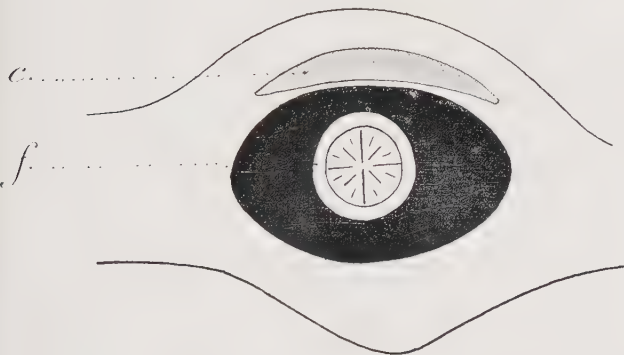
8.



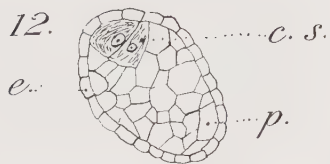
10.



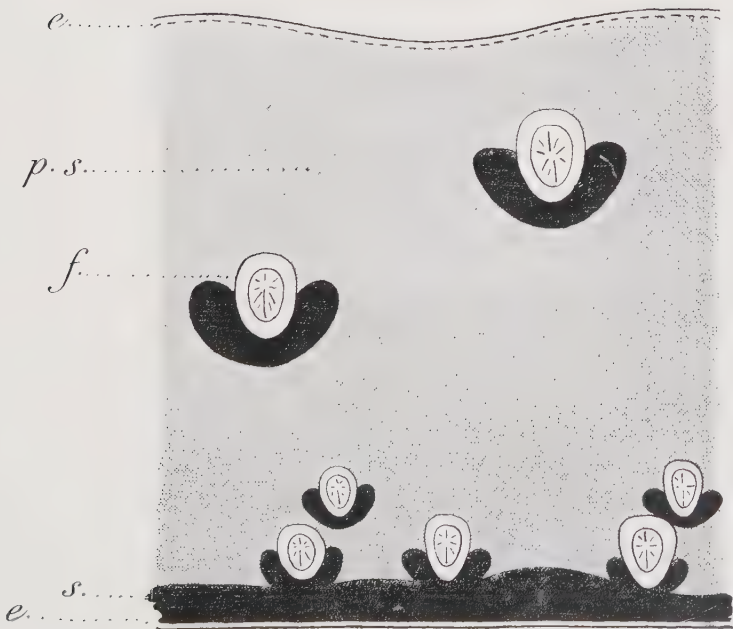
9.

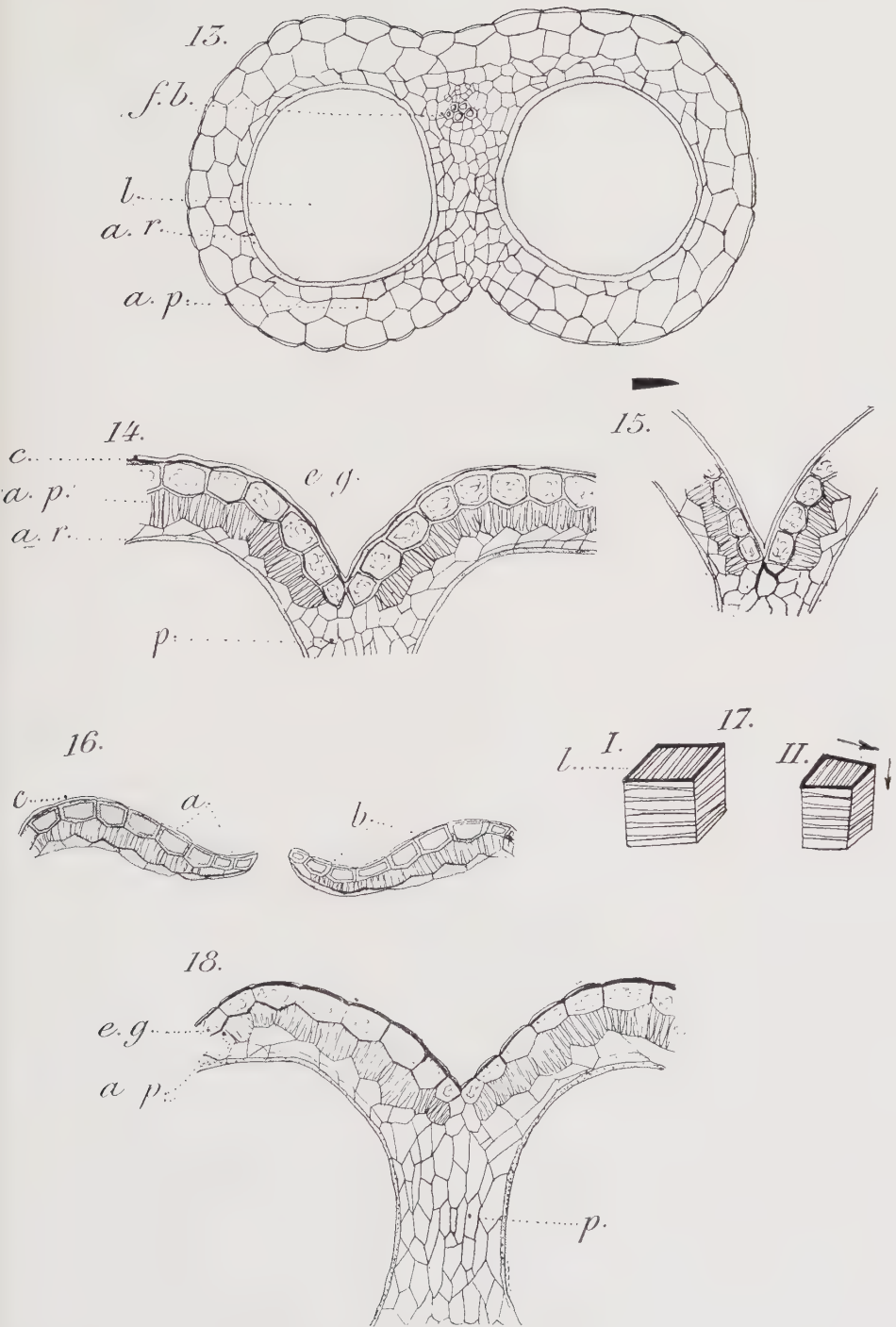


12.

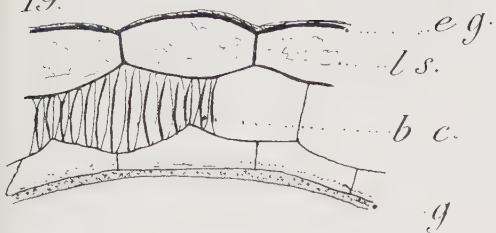


11.

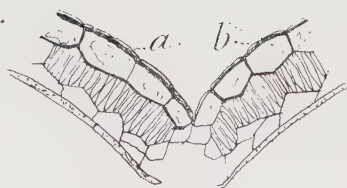




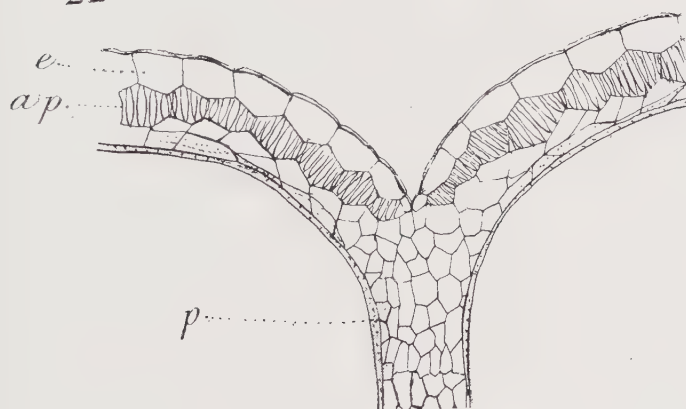
19.



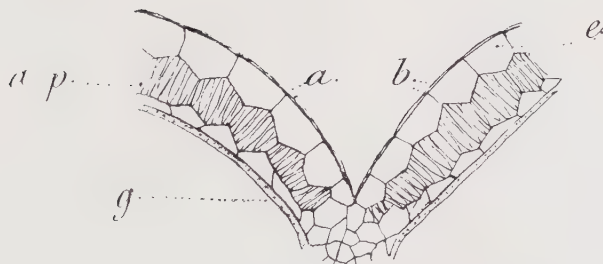
20.



22.



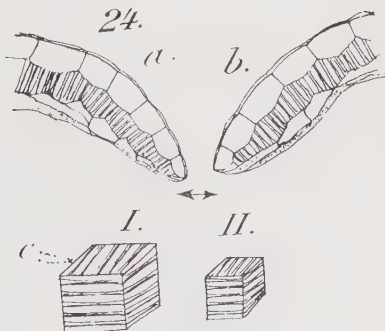
23.



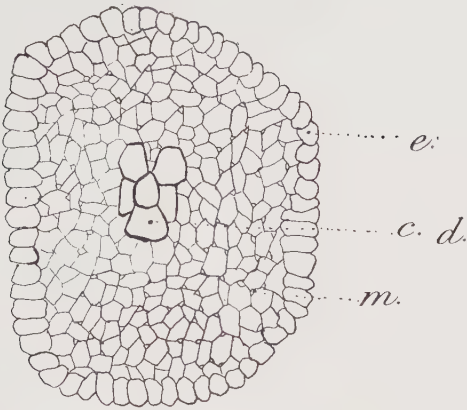
21.



24.



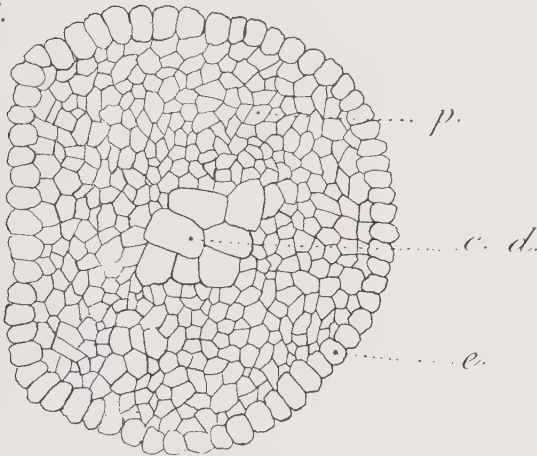
25.



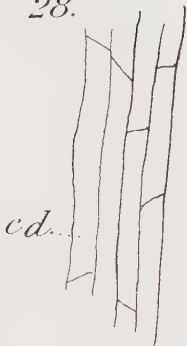
27.



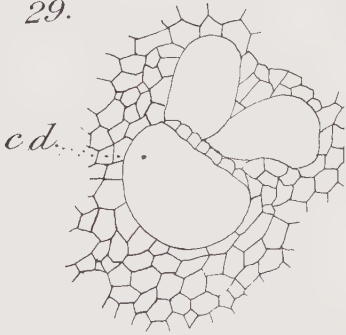
26.



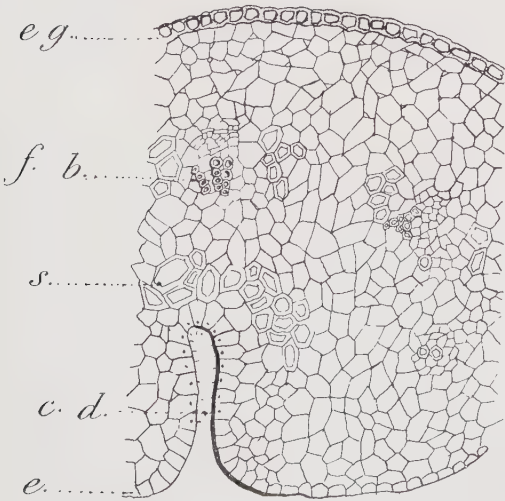
28.



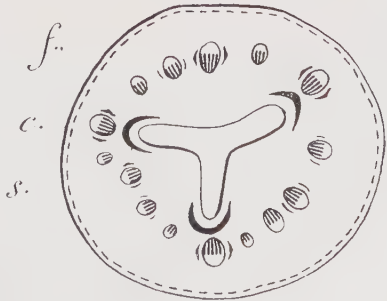
29.



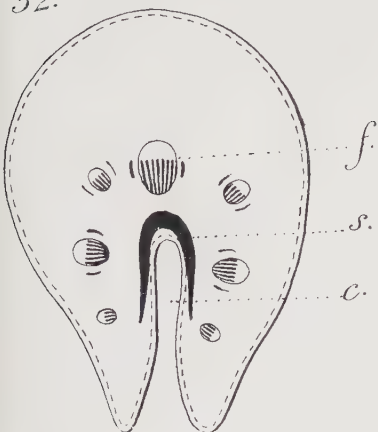
31.



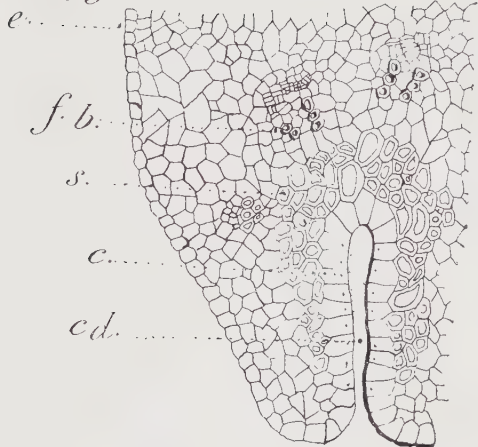
30.



32.



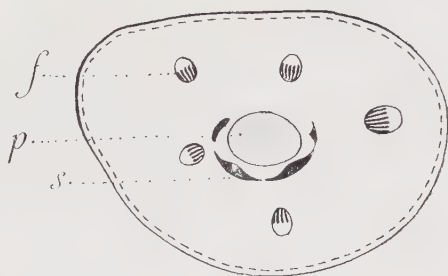
33.



35.



34.



36.

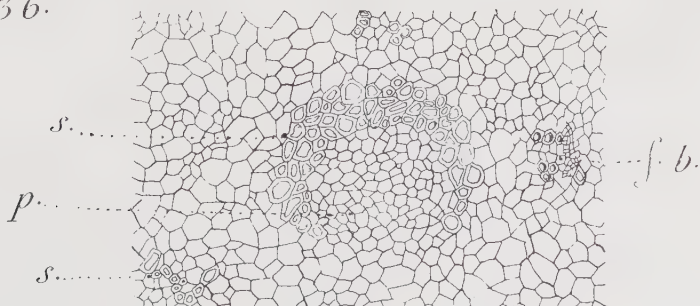




TABLE DES MATIÈRES

	Pages
INTRODUCTION	I
CHAPITRE PREMIER. — Relations entre les cupules, les bractées et les écailles de bourgeons	3
CHAPITRE II. — L'étamine : développement et structure de l'anthère	22
CHAPITRE III. — Anatomie comparée des styles	34
CHAPITRE IV. — Les ovules : fécondation et avortement	43
CHAPITRE V. — Développement de l'embryon	51
CONCLUSIONS GÉNÉRALES	66
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE	72
EXPLICATION DES PLANCHES.	74

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Physiologie. — Transformation des glucosides sous l'influence des diastases.

Géologie. — Les caractères généraux du Dévonien en Europe.

VU ET APPROUVÉ :

Paris, le 5 novembre 1908

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

PAUL APPELL.

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :

Le Vice-Recteur de l'Académie de Paris,

L. LIARD.

